Untersuchungen zur Sonnenkompaßorientierung der Eidechsen

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
GEORG-AUGUST-UNIVERSITÄT
zu Göttingen

vorgelegt von

Horst Böttcher
aus Sarstedt

Göttingen 1967

1966

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544311_0018

Untersuchungen zur Sonnenkompaßorientierung der Eidechsen

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
GEORG-AUGUST-UNIVERSITÄT
zu Göttingen

vorgelegt von

Horst Böttcher
aus Sarstedt

Göttingen 1967

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

D : 7
Referent : Prof. Dr. G. Birukow
Korreferent : Prof. Dr. P. Ax
Tag der mündlichen Prüfung: 25, II. 1966

I N H A L T

Einleitung

Versuchstiere und Methodik

Befunde

1) Nachweis der Sonnenkompaßorientierung bei Ruinen- und Mauereidechsen
2) Das Finden des Dressurplatzes in der Arena
3) Orientierung nach sonstigen Raummarken
4) Verrechnung unnatürlich hoher Winkelgeschwindigkeiten der "künstlichen Sonne"
5) Die Orientierung nach zwei gleichzeitig gebotenen Lichtquellen
6) Der Einfluß der Höhe einer Lichtquelle auf die Azimutwinkelbestimmung
7) Orientierung nach einer Äther - Narkose
8) Wirkungen von Temperaturänderungen
   a) Mehrstündige Temperaturerhöhung
   b) Mehrstündige Temperaturerniedrigung

Erörterung der Befunde

Zusammenfassung

Literaturverzeichnis

Abbildungen

Einleitung

Die Sonnenkompaßorientierung der Eidechsen wies als erster Fischer (1961) nach. Ihr gutes Orientierungsvermögen nach Dressur auf eine Kompaßrichtung, die sie nach einer "künstlichen Sonne" einhalten (vgl. auch Fischer 1960 b, Fischer und Birukow 1960 a, 1962, Birukow, Fischer und Böttcher 1963), ließ es erwünscht erscheinen, weitere Eigenschaften sowohl der zur Zeitschätzung benötigten "inneren Uhr", als auch des Taxismechanismus zu prüfen. Die kompaßgerechte Orientierung setzt die Fähigkeit voraus, Azimutänderungen der Sonne im Laufe des Tages zeitgerecht zu verrechnen; der Zusammenhang zwischen den beiden Mechanismen ist jedoch noch ungeklärt.

In der vorliegenden Arbeit sollte daher u. a. geprüft werden, ob Temperaturänderungen den Gang der "inneren Uhr" und somit auch den Richtungswinkel zu einer gegebenen Uhrzeit verändern können. Nach Hoffmann (1957 a) wird die Aktivitätsperiodik der Eidechsen durch starke Temperaturänderungen beeinflußt. Ebenso aufschlußreich erschienen Versuche, in denen die Eidechsen einer vorübergehenden Narkose unterworfen werden sollten. Desgleichen sollten die Zusammenhänge zwischen dem Sonnenazimut und der Sonnenhöhe genauer geprüft werden; in früheren Versuchen (Fischer 1961) war ein Einfluß der Sonnenhöhe nicht nachzuweisen. Die guten Orientierungsleistungen der Eidechsen ließen endlich auch eine experimentelle Prüfung der Frage erhoffen, in welchem Maße sie sich einer anderen als der "normalen" Umlaufgeschwindigkeit der "künstlichen Sonne" anzupassen vermögen und welche Rolle dabei die angeborenen und erworbenen Anteile der Orientierungsfähigkeit (vgl. auch Fischer und Birukow 1962) spielen. Eine besondere Beachtung verdiente auch das Problem, auf welche Weise die Eidechsen in einer begrenzten Dressurarena den Orien-

tierungswinkel nach einer endlichen Lichtquelle ("künstliche Sonne") bestimmen, d. h. den Dressurplatz orten.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Georg Birukow, danke ich für die Überlassung des Themas und stete Anteilnahme an dem Fortgang meiner Untersuchungen.

Versuchstiere und Methodik

1) Tierhaltung

Als Versuchstiere für meine Untersuchungen wählte ich Eidechsen der drei Arten: Lacerta sicula Raf., L. muralis Laur. und L. viridis Laur.. Rassische Unterschiede, die besonders bei den beiden erstgenannten sehr zahlreich sind, habe ich nicht berücksichtigt. Ich hielt die Tiere je nach Verträglichkeit einzeln oder zu mehreren in Terrarien; dabei lebten häufig Vertreter aller drei Arten auf engstem Raum friedlich zusammen. Die Terrarien standen in einem Thermo - Raum, dessen Temperatur Tag und Nacht annähernd konstant + $30^{\circ} \pm 1^{\circ}$ C betrug. Die Temperaturkonstanz sowie der Licht - Dunkelwechsel, der stets alle 12 Std. dämmerungslos stattfand, wurden automatisch gesteuert. Während der ersten Versuche dauerte die Lichtphase von morgens 6^{00} bis abends 18^{00} Uhr. Später wurde sie aus arbeitstechnischen Gründen um zwei Stunden zurückverlegt auf 8^{00} bis 20^{00} Uhr. Wie auf Grund zahlreicher Umstimmungsversuche bei Eidechsen (Fischer 1961) nicht anders zu erwarten war, hatte die zeitliche Verschiebung des subjektiven Tages gegen den objektiven keinen störenden Einfluß auf die Orientierungsleistung der Eidechsen. Der Übersichtlichkeit halber, besonders bei der graphischen Darstellung der Versuchsergebnisse ist daher der morgendliche Lichtbeginn stets mit 6^{00} Uhr angegeben. Als Lichtquelle diente tagsüber eine Leuchtstoffröhre, daneben von Zeit zu Zeit eine U-V-Lampe. Die Beleuchtungsstärke in den verschiedenen Terrarien schwankte zwischen 80 - 180 lx,- bei zusätzlichem U-V-Licht zwischen 350 - 500 lx-, innerhalb eines Terrariums jedoch nicht mehr als $\pm$ 10 lx.

2) Versuchsapparatur

Ebenso wie bei den Versuchen Fischers (1961) wird bei der Richtungsdressur das natürliche Wärmebedürfnis der

Eidechsen ausgenutzt. Dazu dienten zwei verschiedene Apparaturen:
Versuchsanordnung I (Abb. 1) ist die von Fischer (1961) benutzte Rundarena. Ihr Boden besteht aus einer metallenen Grundplatte (Ø 80 cm), die sich aus drei konzentrisch gegeneinander beweglichen Einzelteilen zusammensetzt, nämlich einer Zentralplatte von Ø 50 cm, einem 10 cm breiten Zwischenring und einem 5 cm breiten Außenring. Um zu verhindern, daß die Versuchstiere sich irgendwelche optischen Marken innerhalb der Arena einprägen, kann man die Stellung der drei Teile zueinander von Versuch zu Versuch durch Drehen verändern. Als Sicht- und Fluchtbegrenzung für die Eidechsen ist am Außenring ein 30 cm hoher, um 130° nach außen geneigter Abschirmrand angebracht. Der Boden der Arena enthält ein Kühlsystem mit Ausnahme einer Fläche von 10 x 10 cm unter dem Zwischenring, die durch eine für die Versuchstiere und den Beobachter unsichtbare elektrische Heizplatte erwärmt wird. Grundplatte sowie Abschirmrand sind gleichmäßig gelb gestrichen. Als künstliche Sonne dient eine Philips Attralux - Lampe von 100 Watt / 220 Volt, die an einem 3 cm starken und 3 m hohen Eisenstativ montiert ist. Die Höhe der Lichtquelle sowie ihre Entfernung zur Arena können in Grenzen variiert werden. In den meisten Versuchen lag der Höhenwinkel der Lampe, der sich im Laufe einer Versuchsreihe nicht änderte, vom Arenamittelpunkt aus gemessen, bei etwa 45°.
Die Apparatur II (Abb. 2) ist tellerförmig; ihre kreisrunde, mit einer Wasserkühlanlage versehene Bodenplatte mißt im Ø 85 cm. In ihrer Mitte ist ein 5 cm weites Loch ausgespart, in das ein schräg abwärts geneigtes Rohr mündet, durch das die Eidechsen selbständig von draußen in die Arena gelangen können. Die Öffnung kann mit einem kleinen Metalldeckel verschlossen werden. Rings um die

Bodenplatte schließt sich ein zweistufiges Podest von 5 bzw. 7 cm Höhe und 5 bzw. 10 cm Breite an. In die obere Stufe sind unsichtbar 4 elektrische Heizplatten, um 90° gegeneinander versetzt, eingebaut. Um die Eidechsen daran zu hindern, an jeder beliebigen Stelle von der Bodenplatte aus das Podest zu erklettern, ist die 1. Stufe in 36 gleichgroße Fächer aus Plexiglas unterteilt, deren jedes durch eine 8 cm hohe Tür - ebenfalls aus Plexiglas - versperrt ist. Während der Dressur sind alle Türen bis auf die in der Dressurrichtung liegende versperrt. Hinter jedem Türchen liegt eine etwa erbsengroße gelbe Plastilinkugel; an den versperrten Türen wird sie durch leichten Druck auf den rauhen Untergrund festgeklebt, an der freien rollt sie schon beim leichtesten Stoß zurück, so daß die Tür dann mühelos geöffnet werden kann. Optisch ist sie von den verschlossenen Türchen nicht zu unterscheiden. Da die Eidechsen das 13 cm hohe Hindernis, gebildet aus der 1. Stufe (5 cm) und dem Plexiglaszaun (8 cm) kaum übersteigen können, gelangen sie nur durch dieses eine Fach auf das Podest.
Die unversperrte Tür führt direkt zu derjenigen der vier Heizplatten, die während des betreffenden Dressurversuches beheizt wird. Vor jedem Versuch wird die Arena so gedreht, daß die freie Tür und der warme Platz relativ zur künstlichen Sonne in der Sollrichtung liegen. Um eine Ortsdressur zu vermeiden, wechselt die Heizplatte und damit zugleich auch die freie Tür von Versuch zu Versuch. Außerdem kann man alle 36 Türen untereinander austauschen. Die gesamte Arena ist mit einer 15 cm hohen um 135° nach außen geneigten Umrandung versehen. Innen ist sie gelb gestrichen. Da der Abschirmrand relativ niedrig ist, verdeckte zusätzlich ein Zelt von 2 m im Ø und 2,80 m Höhe aus hellem Stoff rings um die Apparatur den Eidechsen die Sicht nach außen. Die künstliche Sonne konnten sie jedoch auch durch das Zelt hindurch gut sehen; die Attralux-Lampe war 300 Watt stark. Der Beob-

achter sah die Eidechsen innerhalb der Arena von draußen durch 5 etwa erbsengroße Löcher im Zelt.
Beide Apparaturen standen in einem verdunkelten 6,5 x 6 x 5m großen Versuchsraum, dessen Temperatur durchschnittlich bei etwa + 18° C lag. Da genügend freier Platz in diesem Raum vorhanden war, konnte der Standort der Apparatur I, die bis auf wenige Versuche nicht unter einem Zelt stand, fortwährend verändert werden, so daß die Lage der Raummarken relativ zur Arena ständig wechselte.

3) Der Dressurverlauf

Meistens förderte eine Kühlung des Arenabodens auf etwa + 15° C bei allen drei Arten die Dressur in gleichem Maße. Doch zeigte sich sehr bald, daß der Dressurplatz für Lacerta muralis und L. sicula weniger stark als für L. viridis erwärmt werden mußte, obwohl die Vorzugstemperaturen dieser drei Arten nach Herter (1941) sich nur wenig unterscheiden. (Lacerta muralis 38,72 ± 0,48° C, L. sicula 40,29 ± o,28° C, L. viridis 41,29 ± 0,26° C). Für Mauer- und Ruineneidechsen wählte ich die Schaltstufe 3 (etwa + 36° C Bodentemperatur); für Smaragdeidechsen die Stufe 4 des Heizgerätes (etwa + 42° C Bodentemperatur). Bei Bodentemperaturen von etwa + 42° C zeigten Mauer- und auch Ruineneidechsen sehr bald das von Mertens (in Kramer 1938) als "Klavierspielen" bezeichnete Verhalten- nicht zu verwechseln mit der Demutsgebärde der Eidechsen, dem "Treteln"-. Dabei heben sie nacheinander oder auch nahezu gleichzeitig alle vier Extremitäten von der wahrscheinlich zu heißen Unterlage ab und setzen sie dann wieder für kurze Zeit auf den Boden auf. Zuweilen werden auch nur einzelne Zehen auf- und abwärtsbewegt. Auf einem zu warmen Dressurplatz blieben Mauer- und Ruineneidechsen nur kurze Zeit liegen und verließen ihn bald wieder.

Bevor ich mit der Dressur begann, hatten die dafür aus-

gewählten Eidechsen schon mindestens 14 Tage lang unter Normaltagbedingungen gelebt. Im allgemeinen mußten sich die Tiere zuerst an die neue Umgebung in der Arena gewöhnen; sie versuchten meist nur an der Umrandung hinaufzuklettern. Da diese aber dafür zu glatt war, artete jeder Ausbruchsversuch zu einem erregten Strampeln aus. Wenn sie völlig erschöpft und ausgekühlt am Arenarand, meist unter der Lichtquelle, liegen blieben, legte ich sie auf den warmen Dressurplatz auf dem Zwischenring bzw. auf dem oberen Podest. Aber schon nach wenigen Tagen war ihnen die Arena soweit vertraut, daß sie den warmen Fleck selbständig aufsuchten. Dann konnte die Richtungsdressur beginnen. Da ich alle Versuche im 12 : 12 Std. -Normaltag durchführte, legte ich den Dressuren die Sonnenazimutkurve der Frühjahrs Tag-Nacht-Gleiche am 21. 3. von Göttingen zugrunde. Mit jedem Tier machte ich täglich 3 - 4 Dressurversuche, deren Uhrzeiten von Tag zu Tag wechselten. Während eines solchen Versuches mußten die Tiere mehrere Male von der Mitte der Arena aus selbständig den warmen Dressurplatz aufsuchen, wo sie sich anschließend etwa 5 Minuten zur Belohnung aufwärmen durften. Da die künstliche Sonne am Ort stand, blieben die Eidechsen, soweit nicht besonders erwähnt, nie länger als 15 Minuten ohne Unterbrechung in der Arena.

Da ein sehr großer Prozentsatz der Eidechsen für meine Untersuchungen nicht geeignet war, nahm ich nach etwa 14 Tagen eine strenge Auslese vor. Dabei schloß ich bei den in der Arena I durchgeführten Versuchen alle diejenigen Tiere von weiterer Dressur aus, die keine Positivwahlen bei ausgeschalteter Heizplatte erkennen ließen. Diese zeigen sich in der typischen "Sonnstellung" am dressurgemäßen Ort des Zwischenringes, wobei die Tiere platt mit gespreizten Rippen liegen bleiben oder dort mit fest auf den Boden gepreßter Schnauzenspitze intensive Suchbewegungen ausführen. In Vorversuchen hatte sich

ergeben, daß undressierte Eidechsen diese Verhaltensweisen niemals zeigen. Nach der Gewöhnung verhalten sie sich im allgemeinen positiv phototaktisch und thigmotaktisch. Sie laufen meist vom Startpunkt in der Arenamitte zunächst auf die Lichtquelle zu, dann an der Umrandung entlang. Nur selten bleiben sie auf dem Zwischenring liegen, fast nie auf der Zentralplatte, dagegen bevorzugen sie stark den Rand der Arena und zwar fast ausschließlich im Bereich von etwa 45° rechts und links von der Lampe. Falls sie auf dem Zwischenring liegen bleiben, dann bevorzugen sie ebenfalls diesen Winkelbereich (Tab. 1). Daher wählte ich bei den Richtungsdressuren niemals den Süden als Dressurrichtung relativ zur Lichtquelle; bei den Winkelwahlen um die Mittagszeit konnte man positive Phototaxis nicht von Sonnenkompaßorientierung unterscheiden. Bei der Dressurrichtung Nord dagegen, die ich bis auf einige Kontrollversuche mit Ost bzw. West fast ausschließlich verwendete, ist nicht nur das Suchen, sondern auch das Liegenbleiben auf dem Zwischenring allein auf die erfolgreiche Richtungsdressur zurückzuführen.

In der Apparatur II galt als Winkelwahl das Erklettern des oberen Podestes durch eine der 36 Türen. Das Wahlkriterium ist also bei jedem Tier absolut eindeutig. Leider sind Eidechsen auch nach längerer Richtungsdressur auf Nord noch mehr oder weniger stark positiv phototaktisch, wenn auch weit schwächer als vor der Dressur (Abb. 3). Auch in der Arena II war daher die Dressur auf die Südrichtung nicht angebracht. Die positive Phototaxis dressierte ich in dieser Versuchsanordnung den Tieren ab, indem ich sie mit einem leichten Stöckchenschlag auf den Kopf strafte, wenn sie im Bereich von etwa 60° zu beiden Seiten der Lichtquelle eines der Türchen aufzumachen versuchten. Bei der Norddressur liegt die Sollrichtung zu keiner Tageszeit in diesem Bereich.- Elektrischer Strom bewährt sich nach Diebschlag (1938)

bei Eidechsen nicht als Strafreiz.- Alle Eidechsen, bei denen die Abdressur der positiven Phototaxis nach 14 Tagen noch keine deutliche Wirkung zeigte, wurden von weiteren Versuchen ausgeschlossen. Die übrigen Versuchstiere dressierte ich anschließend noch weitere zwei bis sechs Wochen täglich zu drei bis vier Tageszeiten, danach konnten die ersten kritischen Testversuche beginnen.

4) Die Testversuche

Bei den kritischen Testversuchen in der Arena I blieb die Heizplatte, die sich jetzt außerhalb der Dressurrichtung befand, kalt. Auch in der Arena II waren im Testversuch alle vier Heizplatten ausgeschaltet, alle 36 Türchen waren unverriegelt. Als Winkelwahl in der Arena I galt das Liegenbleiben bzw. Suchen auf dem kalten Zwischenring. Beim Ablesen des gewählten Winkels nahm ich den Kopf des Versuchstieres als Bezugspunkt; die Ablesegenauigkeit war $\pm$ 10°. In der Arena II galt als Winkelwahl das Hinaufklettern durch eines der 36 Fächer. Da jeder "unbelohnte" Testversuch im Sinne einer Abdressur wirkt, frischte ich die Dressur zwischendurch immer wieder auf.

5) Dressurbedingte Versuchsneurosen

Bei einigen Ruinen- und Smaragdeidechsen veränderte sich nach einer fast ununterbrochenen Versuchsserie von mehreren Monaten die Bewegungsweise: Sie liefen mit abnorm hoch erhobenem Kopf und hohlem Kreuz, wobei die Vorderextremitäten gestreckt blieben und bei jedem der sehr langsam aufeinander folgenden Schritte extrem hoch gehoben wurden. Meist schon nach den ersten dieser "Stechschritte" hoben sie den Rumpf völlig vom Boden ab und saßen dann, auf die Hinterextremitäten und den Schwanz gestützt, während der meist senkrecht aufgerichtete Rumpf fortwährend hin- und herpendelte. Dabei führten die Vorderbeine häufig Schreitbewegungen ins

Leere aus. Danach folgte meist ein kräftiger Luftsprung; sehr oft schnappten die Tiere gleichzeitig, wie nach einer Beute. Eine über der Arena pendelnde und kreisende Insektenattrappe löste jedoch dieses Verhalten niemals aus.

Ähnliche Bewegungen beobachtete Kitzler (1941) bei Zauneidechsen (Lacerta agilis L.), wenn an heißen Sommertagen der Boden der im Freien stehenden Terrarien mit einer Brause besprengt wurde. Falls die Eidechsen nicht flohen, hoben sie ebenfalls den Rumpf vom Untergrund ab und führten mit den Vorderextremitäten Schreitbewegungen aus.

Da dieses Verhalten in meinen Versuchen nur bei monatelang dressierten bzw. getesteten Eidechsen auftrat und kein äußerer Anlaß dazu bestand, möchte ich es als Anzeichen einer Versuchsneurose deuten. Im Terrarium war es niemals zu sehen. Zu weiteren Orientierungsversuchen waren die abnormen Eidechsen nicht mehr zu gebrauchen.

6) Statistische Auswertung

Als mittlere Wahlrichtung einer Stichprobe von n zirkulär verteilten Richtungswahlen α_i ist die Richtung $\bar{\alpha}$ des mittleren Vektors zu bestimmen. Die Länge $\bar{a}$ des mittleren Vektors kann als Maß für die Streuung dienen. Der Wert von $\bar{a}$ schwankt zwischen 0 und 1 und ist um so kleiner, je größer die Streuung ist. Nach Gumbel, Greenwood und Durand (1953), Greenwood und Durand (1955) (s. auch Schmidt-Koenig 1961, Markl 1964, Batschelt 1965), gelten folgende Beziehungen:

$$\bar{\alpha} = \text{arc tang } \frac{w}{v} \; ; \; \text{tang } \bar{\alpha} = \frac{w}{v}$$

$$\bar{a} = \frac{R}{n} \; ; \; R = \sqrt{w^2 + v^2}$$

$$w = \sum \sin \alpha_i \; ; \; v = \sum \cos \alpha_i$$

Sollen Streuungen mehrerer Stichproben an Hand von $\bar{a}$ miteinander verglichen und graphisch dargestellt werden, so müssen die Stichprobenumfänge gleich groß sein. Bei

meinen Untersuchungen war es nicht immer möglich, unter den verschiedenen miteinander zu vergleichenden Versuchsbedingungen gleich viele Richtungswahlen zu erhalten. In diesen Fällen mußte ich die Stichprobenumfänge auf den jeweils kleinsten eines jeden Tieres reduzieren, was durch "zufälliges Auswählen" an Hand von Tafeln mit "zufällig angeordneten Zahlen" (in Linder 1961) geschah.
Bei zirkulär normal verteilten Stichproben kann man nach Greenwood und Durand (1955), Durand und Greenwood (1958) (s. auch Schmidt-Koenig 1961) den Parameter $\bar{a}$ direkt verwenden, um zu prüfen, ob die Richtungswahlen zufallsmäßig über den Kreis oder gerichtet verteilt sind. Die Nullhypothese, die Verteilung sei gleichförmig, wurde abgelehnt, wenn das ermittelte $\bar{a} > \bar{a}_{0,01}$ war.- Die Wahrscheinlichkeitsgrenzen von 5% und 1% für zufallsmäßige Verteilung können für $6 \leqq n \leqq 100$ der Abb. 15 in Schmidt-Koenig (1961) entnommen werden.-
Für die Beantwortung der Frage, ob die Richtungen der mittleren Vektoren (= mittleren Wahlrichtungen) zweier Stichproben voneinander verschieden sind, wandte ich einen Test von Watson und Williams (1956) (s. auch Markl 1964 und Batschelet 1965) an. Voraussetzung hierfür ist, daß die Stichproben ebenfalls zirkulär normal verteilt und die Varianzen gleich sind.

$$(N - 2)\,\frac{R_1 + R_2 - R_g}{N - R_1 - R_2} = F_{1;\ N-2}$$

$N = n_1 + n_2$
R_1; R_2 = Länge der resultierenden Vektoren der beiden Stichproben. Rg = Länge des resultierenden Vektors der beiden vereinigten Stichproben.
Die Nullhypothese $\bar{\alpha}_1 = \bar{\alpha}_2$ wurde abgelehnt, wenn das gefundene $F > F_{0,01}$ war.
Ob die Streuungen der Richtungswahlen zweier Stichproben voneinander verschieden sind, prüfte ich mit einem bei Markl (1964) angeführten Test von Watson und Williams 1956)

$$\frac{x_1}{x_2} = F\,(n_2 - 1),\ (n_1 - 1)$$

$x = \frac{n - 1}{n - R}$; n muß größer sein als 20.
Die Nullhypothese, die Streuungen seien gleich, wurde abgelehnt, wenn das gefundene $F > F_{0,01}$ war.
Sollte lediglich festgestellt werden, ob sich zwei Verteilungen in irgend einer Hinsicht voneinander unterscheiden, so benutzte ich den nonparametrischen, von Kuiper (1960) für die Kreisverteilung modifizierten Kolmogerov - Smirnov - Test (s. auch Batschelet 1965).

$Kn,n = \sqrt{n}\,(D^+ + D^-)$

D^+ = Maximaldifferenz $F_2(\alpha) - F_1(\alpha)$

D^- = " " " " $F_1(\alpha) - F_2(\alpha)$

War das ermittelte $K > K_{0,01}$, dann wurde die Nullhypothese, die Verteilungen seien gleich, abgelehnt.

Befunde

1) Nachweis der Sonnenkompaßorientierung bei Ruinen- und Mauereidechsen, (Lacerta sicula Raf., L. muralis Laur.)

Als Fortsetzung der Untersuchungen Fischers zur Sonnenkompaßorientierung bei Smaragdeidechsen (Fischer, Birukow 1960 a, Fischer 1960 b, 1961, Fischer, Birukow 1962) versuchte ich Vertreter der nah verwandten Ruinen- und Mauereidechsen auf bestimmte Himmelsrichtungen außer Süd (vgl. oben S. 8) zu dressieren. Die Dressurdauer schwankte zwischen 4 - 8 Wochen.
Zu Beginn der unbelohnten Testversuche setzte ich die Eidechsen stets in die Mitte der Arena. Dabei achtete ich darauf, daß der Kopf des Tieres nicht in die zu dieser Tageszeit nach der Lichtquelle einzuschlagende Richtung zeigte. Meist starteten sie nämlich in der Einsetzrichtung oder direkt auf die Lichtquelle zu. Danach liefen sie einige Runden auf dem Zwischenring, meist aber auf dem Außenring entlang, bogen dann auf den Zwischenring ein und begannen zu suchen (vgl. oben S. 8); dabei liefen sie häufig auf engstem Raum Kreise oder Achterfiguren. Abb. 4 veranschaulicht an zwei Beispielen die Länge der Umwege, die zum Platz, wo sie Wärme erwarteten, führten. Ein längeres Ruhen auf dem Zwischenring, wie bei Smaragdeidechsen, konnte ich bei diesen Tieren nur in den ersten Testversuchen beobachten. Wie schon oben S. 7 erwähnt, wurde dieses Verhalten als Winkelwahl gewertet. Wie Abb. 5 a, b zeigt, können Ruinen- und Mauereidechsen sich ebenso wie Smaragdeidechsen nach einer künstlichen Lichtquelle orientieren. Die Dressurdauer der Ruinen- und Mauereidechsen variiert individuell ebenso stark wie bei Smaragdeidechsen. Artspezifische Unterschiede können daher nicht gesichert werden.

2) Das Finden des Dressurplatzes in der Arena

Nach bisherigen Versuchen scheint es für die Güte der Richtungswahl nicht entscheidend zu sein, ob die Eidechsen den Dressurplatz auf Umwegen oder direkt vom Startplatz aus erreichen. Um die Faktoren kennenzulernen, die diese Leistung ermöglichen, ließ ich hinfort die Tiere im Testversuch nicht mehr im Zentrum sondern von beliebigen Stellen der Arena starten. Wie Abb. 6 belegt, orientierten sich die Eidechsen keineswegs schlechter, als wenn der Startort im Test mit dem bei der Dressur übereinstimmte.

Bei den bisherigen Dressuren wie auch Tests verwandte ich stets eine meridianfeste künstliche Sonne mit konstantem Höhenwinkel. Die Eidechsen könnten daher gelernt haben, vom Dressurplatz aus die Lichtquelle zu den verschiedenen Tageszeiten stets unter einem andern Höhenwinkel zu sehen. Dafür wäre allerdings ein sehr feines Winkelunterscheidungsvermögen erforderlich. Um den Einfluß der Höhe zu prüfen, vergrößerte ich den Sonnenhöhenwinkel von 45° während der Dressur auf 64° im Test. Die Orientierung wurde dadurch nicht schlechter (vgl. auch Abb. 14).

Als nächstes prüfte ich, ob die Horizonthöhe bei der Orientierung in der Arena eine Rolle spielte. Es wäre denkbar, daß die Eidechsen während der Dressur vom warmen Platz aus den Höhenwinkel des Horizontpunktes unter der Lichtquelle gemessen hätten. Daher erhöhte ich den Horizont während der Testversuche auf das Doppelte. Die Wahlgenauigkeit wurde dadurch nicht im geringsten beeinträchtigt (Abb. 7).

Schließlich war noch zu klären, ob sich die Eidechsen nach dem Verlauf der Umrandung richten. Die für die bis-

herigen Dressuren und Tests verwandte Arena maß 80 cm im Durchmesser. Ich prüfte jetzt die Orientierung in einer auf 2 m im Durchmesser vergrößerten Arena. Die Höhe der Umrandung war in beiden Apparaturen gleich. Ebenso veränderte ich weder die Entfernung noch den Höhenwinkel der Lampe; die Entfernung in der Projektion betrug 1,6 m; der Höhenwinkel 45°. Da der Boden der großen Arena nicht in Zentralplatte, Zwischen- und Außenring geteilt war, bedeckte ich den Boden der kleinen Arena mit einem homogenen Belag. Ich begnügte mich zunächst damit, Tiere, die in der kleinen Arena auf einen konstanten Winkel (90° bzw. 45° relativ zur Lampe) dressiert waren, abwechselnd in der kleinen und großen Arena zu testen. Leider war dies erfolglos, da die Tiere zwar wohl in der Dressurarena im Testversuch den andressierten Winkel eindeutig wählten, jedoch in der großen Arena ständig nur am Rande entlang liefen oder auszubrechen versuchten. Nach längerer Zeit in der Arena blieben die stark ausgekühlten Tiere eng an den Rand angeschmiegt liegen, suchten jedoch niemals nach einem warmen Platz. Mit drei Ruineneidechsen glückte der Test aber auch in der größeren Arena. Da ich sie jedoch hier nie belohnen durfte, versagten auch sie sehr bald. Nach der Auffrischung der Dressur in der kleinen Arena orientierten sie sich in der großen wieder gut. Dieses Wechselspiel von Test, Unterbrechung, Dressur und erneutem Test wiederholte sich mehrere Male. Vergleicht man die Testversuche in der großen Arena mit den Kontrollen in der kleinen (Abb. 8), so fällt, abgesehen vom stärkeren Streuen dieser Wahlen, deren Verschiebung in Richtung zur Lichtquelle hin auf. Während sie in der kleinen Arena um 90° liegen, häufen sie sich in der großen zwischen 50 - 80°. Die Wahlen des auf 45° zur Lichtquelle dressierten Tieres dagegen unterscheiden sich in der großen Arena weniger stark von denen in der kleinen.

Überträgt man nun den Winkel β, den der Radius des Dressurortes in der kleinen Arena mit der Richtung zur Lichtquelle einschließt, in die große Arena, so trifft er dort nicht mehr auf 90° bzw. 45°, sondern auf etwa 67° bzw. 25°. Diese Differenz entspricht etwa dem Fehler, den die Tiere in der großen Arena machten. Man kann daher annehmen, daß die Eidechsen während der Dressur den Winkel β am Arenarand erlernen und keine Winkel von der Arenamitte aus messen. Dies würde auch erklären, warum man die Tiere im Testversuch an beliebigen Stellen der Arena starten lassen kann. Bei den auf 90° dressierten Tieren wäre aber auch denkbar, daß sie in beiden Versuchsanordnungen die Entfernung zur Lichtquelle messen, was eine etwa gleichgroße Verschiebung der Richtungswahlen zur Folge haben würde. Die auf 45° dressierten müßten dann aber in der großen Arena nicht zur Lichtquelle hin, sondern in entgegengesetzter Richtung abweichen. Eine Entscheidung zwischen den beiden Möglichkeiten ist von Versuchen zu erwarten, in denen die Tiere in der kleinen Arena eine Kompaßrichtung erlernen und in der großen getestet werden. Die Fehler, die sie dabei machen, müßten gesetzmäßig von der Tageszeit und der Art der Ortung abhängen: Im Falle der Entfernungsschätzung wäre die Abweichung der z. B. auf Nord dressierten Tiere um die Mittagszeit am größten. Messen sie dagegen den Winkel vom Außenrand aus, dann müßten sie sich morgens und abends am stärksten irren.
Einen solchen Versuch konnte ich nur mit zwei auf Nord dressierten Tieren durchführen. Wie Abb. 9 belegt, war der Fehler zwischen den Richtungswahlen in der kleinen und großen Arena morgens und abends am größten. Demnach scheint Winkelmessung vom Arenarand aus vorzuliegen.

Eine weitere Bestätigung dafür wäre von Testversuchen in gestaltlich veränderten Arenen zu erwarten. Ich ver-

wandte dreieckige, quadratische und ovale, die etwa flächengleich mit der Dressurarena waren. Ebenso wie bei den Versuchen in der vergrößerten Arena müßten die Richtungswahlen auch hier gesetzmäßig von den Kontrollen in der Dressurarena abweichen. Leider versagten verschiedene sowohl winkel- als auch kompaßtreue Tiere in zahlreichen Versuchen vollständig. Nur in der ovalen Arena gab es einige wenige Richtungswahlen, die jedoch so stark streuten, daß man sie nicht verwerten konnte. Offenbar fanden sich die Tiere in den gestaltlich veränderten Arenen überhaupt nicht mehr zurecht.

3) Orientierung nach sonstigen Raummarken

Um erneut zu sichern, daß die Eidechsen neben der "künstlichen Sonne" keine weiteren Raummarken außerhalb der Arena verwenden, testete ich richtungsdressierte Tiere bei ausgeschalteter Lampe im diffusen Licht sowie unter einer senkrecht über der Arena stehenden "künstlichen Sonne".
Während in den bisherigen Versuchen die Arena zusammen mit der Lichtquelle und dem dazugehörigen Stativ (dunkles Rohr Ø 3 cm) im Versuchsraum ständig gedreht und versetzt wurden, blieben sie in diesen für die ganze Dauer der Dressur an einem und demselben Platz. So konnten die Eidechsen sich während dieser Zeit sowohl die unveränderte Konstellation der verschiedenen Raummarken zueinander merken, als auch die tageszeitliche Lage des warmen Dressurplatzes relativ zu ihnen.
a) Test bei diffusem Licht:
Die Winkelwahlen der Tiere streuten so stark (Abb. 10a), daß sie von zufallsmäßiger Verteilung nicht zu unterscheiden waren. ($P > 0{,}05$).
b) Test unter einer senkrecht über der Arena stehenden "künstlichen Sonne":
Wie der Abb. 10 b zu entnehmen ist, streuten die Richtungs-

wahlen auch unter diesen Bedingungen wieder so stark, daß keine Unterscheidung von zufallsmäßiger Verteilung möglich war ($P > 0{,}05$). Man hätte vielleicht erwarten können, daß auf Nord dressierte und zur Mittagszeit getestete Eidechsen angenähert richtungstreu wählen würden. Zu dieser Zeit nämlich lagen die senkrecht über dem Arenamittelpunkt hängende Lampe, das Stativ und der Dressurplatz in einer Ebene, so daß die Projektion der Lichtquelle, aus der Sollrichtung gesehen, zu diesem Zeitpunkt mit der Verbindungslinie Dressurplatz - Stativ so wie während der Dressur zusammenfiel.

Demnach richten sich die Eidechsen allein nach der künstlichen Sonne. Sonstige Raummarken dagegen, zu denen auch die nicht leuchtende Lampe und deren Stativ zählen, werden von den Tieren nicht beachtet. Da ich während der Dressur die tageszeitlich verschiedenen Azimutwinkel nur durch entsprechendes Drehen des Arenazwischenringes eingestellt hatte, während die Lampe am Ort blieb, änderte sich während des Tages die Lage des Dressurplatzes nicht nur relativ zur Lichtquelle sondern ebenso auch zu sämtlichen Raummarken, die nicht auf dem Zwischenring lagen. Daher kann man diese Raummarken nicht den Landmarken draußen im Freien gleichsetzen, sondern höchstens deren Schatten, die sich ja ebenfalls mit dem Sonnenstand verändern. Ob "wahre" Landmarken, d. h. solche, die ihre Lage zu einer Sollrichtung während des Tages nicht verändern, beachtet werden, habe ich nicht weiter geprüft. Doch sei folgende Beobachtung erwähnt: Etwa 20 cm entfernt von der Mitte der Heizplatte war ein erbsengroßes Stückchen Lack vom Zwischenring abgesprungen. Um nicht den ganzen Ring neu lackieren zu müssen, pinselte ich nur die schadhafte Stelle mit der entsprechenden Farbe über, wobei aber eine Unebenheit nicht zu vermeiden war. Nachdem ich nun in der ausgebesserten Arena einige Male die Dressur aufgefrischt hatte, ergab sich, daß die Tiere

nun nicht mehr richtungstreu wählten, sondern stets nur im Bereich der Heizplatte, ganz gleich, wo diese lag. Diese Beobachtung konnte ich mehrere Male hintereinander machen. Nachdem ich daraufhin den gesamten Zwischenring mit einem neuen homogenen Anstrich versehen hatte, wählten die Tiere fortan schon nach wenigen Dressuren wieder richtungstreu. Demnach müssen sie die kleine Unebenheit gesehen und beachtet haben. Unter natürlichen Bedingungen im Freiland könnten also Landmarken durchaus eine Rolle spielen.

4) Verrechnung unnatürlich hoher Winkelgeschwindigkeiten der " künstlichen Sonne"

Verfrachtungsversuche von der nördlichen auf die südliche Erdhalbkugel hatten bei Bienen(Lindauer 1957, 1960) und Fischen (Hasler, Schwassmann 1960; Braemer, Schwassmann 1963) ergeben, daß die scheinbare Sonnenwanderung sowohl im Uhrzeigersinn als auch in der umgekehrten Richtung verrechnet werden kann. Der Verrechnungsmodus ist offenbar weitgehend erlernbar. Auch bei Eidechsen gelang unter gewissen Einschränungen nach Fischer und Birukow (1962) eine Dressur auf die "inverse" Sonnenbahn.

Um zu prüfen, ob die Eidechsen sich auch an verschiedene Winkelgeschwindigkeiten der Sonne anpassen und diese verrechnen können, dressierte ich mehrere Eidechsen auf eine künstliche Sonne, die in 12 Stunden nicht 180° son - dern 360° durchlief. Leider erwiesen sich auch in diesen Versuchen wieder viele Tiere als ungeeignet. Mit drei Eidechsen konnte ich schließlich nach zehnwöchiger Dressur unbelohnte Testversuche durchführen, wobei die Dressur weit häufiger als sonst aufgefrischt und von Erholungspausen unterbrochen werden mußte. Eines der drei Tiere, das auch während der Nacht getestet werden konnte, benötigte vom ersten Dressur- bis zum letzten

Testversuch 7 Monate.
Von den drei getesteten Eidechsen versagte eine vollkommen (Abb. 11 a ○), ihre Richtungswahlen sind von einer zufallsmäßigen Verteilung nicht zu unterscheiden ($P > 0,05$). Auch die andern beiden Tiere (Abb. 11 a; b) waren häufig desorientiert. Da aber ihre Richtungswahlen mit $P < 0,01$ gesichert sind (Tier ● $n = 46$, $\bar{a} = 0,48$; Tier ▲ $n = 80$, $\bar{a} = 0,45$), dürften sie gelernt haben, die doppelte Winkelgeschwindigkeit zu verrechnen. Ihre Richtungswahlen streuten jedoch so stark, daß man nicht erkennen kann, ob sie auch die tageszeitlichen Schwankungen der Winkelgeschwindigkeit beachteten.
Während der Nacht konnte ich nur eine der drei Eidechsen prüfen. Aber auch bei dieser kam es weit häufiger als am Tage vor, daß sie bewegungslos in der Arenamitte liegen blieb. Versuchte sie einen bestimmten Winkel zur Lichtquelle einzuschlagen, dann dauerte es ziemlich lange, bis sie sich in Bewegung setzte. Daher mußte ich in der Nacht die Testzeit auf etwa 30 Minuten verlängern.

Nach Fischer (1961) verrechnen Eidechsen nachts ebenso wie Bienen (Lindauer 1954, 1957), Stare (Hoffmann 1958), nordamerikanische Sonnenfische in mittleren nördlichen Breiten (Braemer 1959, 1960) sowie Mäuse (Lüters und Birukow 1963) eine scheinbare Sonnenwanderung von West über Nord nach Ost. Sie kompensieren also am Tage und in der Nacht im gleichen Drehsinn. Das Verhalten dieses Versuchstieres war nicht eindeutig; es schien, als ob es die unnatürlich schnell wandernde künstliche Sonne nach beiden Drehweisen verrechnete. Ob daran eine individuelle Eigenart des betreffenden Versuchtieres schuld war oder die unnatürliche Versuchsbedingung, sei dahingestellt.

Ein "plastischer" Verrechnungsmodus während der Nachtzeit würde es den Eidechsen ermöglichen, bei jeder beliebigen Azimutwinkelgeschwindigkeit der künstlichen Sonne am nächsten Morgen wieder den richtigen tageszeitgemäßen Orientierungswinkel zur Lichtquelle einzuhalten.

Legt z. B. die künstliche Sonne in den 12 Stunden des Tages 270° zurück, so müßten sie während der 12 Nachtstunden den gleichen Winkel gegen den Uhrzeiger zurückkompensieren, um am Morgen wieder voll orientiert zu sein. Wenn jedoch die Kompensationsrichtung unveränderlich ist, dann dürften sie nachts im Uhrzeigersinn nur 90° weiterrechnen, d. h. nur ein Drittel so schnell wie am Tage. Wenn endlich weder die Richtung noch die Geschwindigkeit des Kompensierens zur Nachtzeit dem Tageslauf angepaßt werden konnen, dann müßten die Tiere bei dieser Azimutwinkelgeschwindigkeit von 270° / 12 Std. völlig versagen. Dasselbe gilt sinngemäß auch für die niedrigeren Azimutwinkelgeschwindigkeiten, z. B. von 90° in 12 Stunden.

Die Richtungswahlen von zwei Tieren, die ich bei 270°/12 Std. dressierte (Abb. 12a), waren von der zufallsmäßigen Verteilung nicht zu unterscheiden. ($P > 0{,}01$)
Um sicherzustellen, daß die beiden Tiere nicht aus anderen Gründen versagt hatten, dressierte ich sie bei normaler Azimutwinkelgeschwindigkeit nach Nord und vermied etwaige Nachwirkungen der vorangegangenen Dressur, indem ich Arena II verwandte. Wie Abb. 12b zeigt, war die Dressur erfolgreich ($P < 0{,}01$; Tier● n = 73, $\bar{a}$ = 0,51; Tier○ n = 80, $\bar{a}$ = 0,69).
Offenbar ist das Versagen der Eidechsen bei 270°/12 Std. darauf zurückzuführen, daß sie zur Nachtzeit keine andere Azimutwinkelgeschwindigkeit als am Tage verrechnen und wahrscheinlich auch den Drehsinn des Kompensierens zur Nachtzeit nicht verändern können.

5) <u>Die Orientierung nach zwei gleichzeitig gebotenen Lichtquellen</u>

Hier sollte geprüft werden, wie sich die Eidechsen in einer bei der Sonnenkompaßorientierung sehr ungewöhnlichen Situation verhalten, nämlich wenn ihnen im Testversuch statt der einen Lichtquelle deren zwei geboten

werden. Es wäre denkbar, daß sie in einer solchen Konfliktsituation, ähnlich wie die Wasserläufer nach Birukow (1956) die Sonnenkompaßorientierung zugunsten einer einfacheren Orientierungsweise aufgeben würden; die Wasserläufer orientierten sich in dieser Situation - beim Zweilichterversuch - tropotaktisch, indem sie sich in die Resultierende zwischen den beiden Lichtquellen einstellten. Da die noch nicht dressierten Eidechsen durchweg stark positiv phototaktisch sind, könnte man auch hier Ähnliches erwarten.

Standen die beiden gleichstarken Lichtquellen im Test einander genau gegenüber, so verhielten sich die zuvor nach Nord dressierten Eidechsen so wie es Abb. 13a veranschaulicht. Ihre Richtungswahlen liegen durchweg auf den Azimutkurven der beiden künstlichen Sonnen. Sie berücksichtigten demnach im "Zweilichter - Versuch" die tageszeitliche Sonnenwanderung genau so, wie sie es bei der Dressur unter einer Lampe gelernt hatten. Jedoch richteten sie sich stets nur nach der einen der beiden Lampen, wobei sie zwischen ihnen abwechselten.
Standen in weiteren Versuchen die beiden Lichtquellen im Winkel von 90° zueinander, so änderte sich, wie Abb. 13b belegt, an dieser Orientierungsweise nichts; auch hier trafen die Tiere meist eindeutige Alternativentscheidungen, ähnlich wie bei der Menotaxis von Käfern (Honjo 1937, Birukow 1954) oder Strandkrabben (Wolter 1936).
In einer Abwandlung des "Zweilichter - Versuches" waren die Höhenwinkel der beiden gleichzeitig gebotenen Lichtquellen verschieden: die eine erschien wie bei der Dressur unter etwa 45°, die andere unter 74°. Wie Abb. 13c verdeutlicht, richteten sich die Eidechsen jetzt fast ausschließlich nach der niedriger stehenden Lampe. Sie beachteten demnach durchaus den Sonnenhöhenwinkel, obwohl er, wie Fischer (1961) gezeigt hat, für die Eidechsen anders als bei Fischen (Braemer 1959, 1960) normaler-

weise keine Information über die Tageszeit enthält.

6) Der Einfluß der Höhe einer Lichtquelle auf die Azimutwinkelbestimmung

Falls die Eidechsen, ähnlich wie die Fische (Braemer 1959) die Sonnenhöhe zur Bestimmung der Tageszeit mitbenutzen, so hätten sie davon in den bisherigen Versuchen keinen Gebrauch machen können; denn die Höhe der künstlichen Lichtquelle blieb stets konstant (45^{o}).
Nach Fischer (1961) spielt die Sonnenhöhe bei der Orientierung der Smaragdeidechsen keine Rolle. Allerdings könnte den Eidechsen während der Richtungsdressur auf eine höhenkonstante Lichtquelle die Beachtung ihrer tageszeitlich wechselnden Höhe "abdressiert" worden sein.
Daß die Eidechsen die Höhe zweier Lichtquellen unterscheiden können, ergab sich auch aus den Befunden des vorherigen Kapitels; die höherstehende Lampe wurde vernachlässigt.
In den folgenden Versuchen sollte diejenige kritische Höhe der Lichtquelle ermittelt werden, die gerade noch eine Azimutbestimmung in der Arena erlaubt. Bei Bienen (Lindauer 1957, New, Burrowes, Edgar 1961a, New 1961b, 1962) liegt sie bei 87 - 88^{o}, bei Wasserläufern (Birukow 1956) bei 84 - 85^{o}; beim Überschreiten dieses Winkels erlischt die Orientierungsfähigkeit in der Regel übergangslos. Fische können sich nach Hasler und Schwassmann (1960) noch bis zu Sonnenhöhen von 85^{o} recht gut orientieren.

Leider läßt sich die kritische Höhe der Lichtquelle bei den Arena - Versuchen nicht sehr genau bestimmen; wenn die Eidechsen in der Arena frei herumlaufen, sehen sie die Lichtquelle je nach dem Ort, an dem sie sich befinden, unter verschiedenen Höhenwinkeln.
Ich dressierte 5 Versuchstiere (1 Lacerta muralis, 1 L.

sicula und 3 L. viridis) bei einem Höhenwinkel von 45°, von der Arenamitte aus gemessen, auf Nord und erhöhte ihn im Test so lange, bis die Tiere zu versagen begannen. Da die Eidechsen die Richtungswinkel vom Rande der Arena aus bestimmen (vgl. oben S. 16) und die Sollrichtung bei Norddressur zu allen Tageszeiten in der lichtabgewandten Arenahälfte liegt, beziehe ich die Höhenwinkel der Lampe bei den verschiedenen Stellungen abweichend von Birukow, Fischer, Böttcher (1963) auf den Rand dieser Arenahälfte.

Wie Abb. 14 zeigt, verschlechterten sich die Leistungen bei allen 5 Tieren erheblich, als die Lampe 75 - 79° hoch stand. Die Mauereidechse, die unter Kontrollbedingungen die Sollrichtung am genauesten einhielt, wählte überhaupt nicht mehr. Die Richtungswahlen der Ruineneidechse unterschieden sich nicht von der zufallsgemäßen Verteilung ($P > 0{,}05$). Die der Smaragdeidechsen streuten zwar bedeutend weniger stark als bei der Ruineneidechse, waren aber doch wesentlich ungenauer als unter Kontrollbedingungen. Bei zwei Smaragdeidechsen war die Streuung der Richtungswahlen unter Versuchs- und Kontrollbedingungen gesichert voneinander verschieden ($P < 0{,}01$). Erniedrigte ich die Höhe der Lichtquelle auf 70 - 75°, so orientierten sich die Ruinen- und Mauereidechse ebenfalls noch gesichert schlechter als in den Kontrollversuchen ($P < 0{,}01$). Die Wahlen der drei Smaragdeidechsen streuten dagegen jetzt nicht mehr gesichert verschieden von denen unter Kontrollbedingungen ($P > 0{,}05$). Bei einem Höhenwinkel von 65 - 73° waren endlich auch die Richtungswahlen der Mauer- und Ruineneidechse nur noch unwesentlich schlechter als in den Kontrollversuchen.

Die Orientierungsleistung aller 5 Eidechsen ließ mit steigendem Höhenwinkel allmählich nach. Bei der Ruineneidechse ließ sich ein Winkelbereich ermitteln, jenseits dessen sie sich nicht mehr orientieren konnte. Er liegt zwischen 70 - 75°, gemessen vom Rande der lichtabge-

wandten Arenahälfte. Bei der Mauereidechse dürfte die kritische Höhe etwa die gleiche sein; bei einem Höhenwinkel zwischen 75 - 79° versagte sie wahrscheinlich, weil die Lampe zu hoch stand. Die drei Smaragdeidechsen waren jedoch auch unter diesen Bedingungen noch nicht desorientiert. Daher dürfte bei ihnen der kritische Winkel im Bereich zwischen 79 - 90° liegen. Eine genauere Bestimmung war bei ihnen mit dieser Methode nicht möglich, da die Lichtquelle selbst bei "Zenitstellung" vom Rande der Arena aus nur unter einem Höhenwinkel von 80° erschien. Unter einer künstlichen "Äquatorsonne" waren Eidechsen jedoch desorientiert (vgl. oben S. 17); eine Unterteilung der Arena in eine der Lampe zu- und eine ihr abgewandte Hälfte ist dann nicht möglich.
Ob und wieweit eine ausgiebige Dressur bei sehr hoch stehender Lichtquelle die Leistungen verbessern kann, bleibt noch offen; während der Dressur sahen die Eidechsen die Lampe stets unter einem Höhenwinkel von 45°.

7) Orientierung nach einer Äther - Narkose

Nach Untersuchungen von Grabensberger (1934) an Ameisen, Kalmus (1934) und Schmid (1964) an Bienen beeinflußt eine mehrstündige Äthernarkose das Zeitgedächtnis dieser Tiere nicht. Bei Wasserläufern konnte Emeis (1959) wohl während des Tages durch CO_2 - sowie durch Äthernarkose den Orientierungsrhythmus verändern, nicht aber zur Nachtzeit. Da die Narkose am Tage wie ein "Dunkelschock" wirkte, wurde vermutet, daß sie die Lichtübertragungsmechanismen im Auge oder die niederen optischen afferenten Zentren blockiert, jedoch die "innere Uhr" unbeeinflußt läßt.

Ich betäubte zwei richtungsdressierte Ruineneidechsen vormittags 3 - 3 1/2 Stunden lang in der Zeit von 8^{30}-12^{00} Uhr mit Äther. Nach einer Erholungspause von zwei bis drei Stunden im Anschluß daran prüfte ich ihre Richtungs-

wahlen. Die Narkose führte ich in einem gut verschließbaren Einweckglas (Ø 8 cm, Höhe 10 cm) durch, auf dessen Boden ein mit 4 ccm Äther getränkter Wattebausch lag. Nach 6 - 7 Minuten waren die Umdrehreflexe erloschen und die Tiere reagierten auch nicht mehr auf das Kneifen des Fußes mit einer spitzen Pinzette. Zu diesem Zeitpunkt nahm ich die Eidechsen aus dem Narkosegefäß heraus. Nach etwa 15 Minuten war die Narkose so weit abgeklungen, daß ich sie erneut für 5 - 6 Min. in das Glas zurücksetzen mußte. Von da ab allerdings genügte es meist, die Narkose nur etwa alle 30 Minuten zu vertiefen. Manchmal waren die Tiere zu stark betäubt; dies zeigte sich an der auffälligen Schwächung oder sogar dem Stillstand der Flankenbewegung. Durch künstliche Beatmung ließ sich die Überdosierung in jedem Falle leicht rückgängig machen. Die Haltungstemperatur der Tiere von + 30° C blieb auch für die Dauer der Narkose bestehen.
Wie Abb. 15 belegt, ließ sich die Sonnenkompaßorientierung der Eidechsen durch die 3 - 3 1/2 stündige Narkose am selben Tage nicht beeinflussen ($P > 0{,}05$). Die "innere Uhr" der Eidechsen lief offenbar auch in der Narkose weiter.

8) Wirkungen von Temperaturänderungen

Erste Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit der "inneren Uhr" machten Wahl (1932), Kalmus (1934) und Renner (1957) an Bienen, sowie Grabensberger (1934) an Ameisen. Während bei Bienen zwischen 16 - 32° C kein Temperatureinfluß festzustellen war, genügte bei Ameisen schon eine Abkühlung von 31° C auf 19° C, um die zeitdressierten Tiere zum nächsten Fütterungstermin verspätet erscheinen zu lassen. Erst ein mehrstündiger Kälteschock von 4 - 5° C wirkte auch bei Bienen (Renner 1957) verzögernd auf den Gang der "inneren Uhr".
Nach Hoffmann (1957) beeinflußt bei Ruineneidechsen die Temperatur den Verlauf der lokomotorischen Aktivitäts-

periodik, indem sie bei Erhöhung die Periodenlänge verkürzt, bei Erniedrigung aber verlängert. Zwölfstündige Kälteschocks von 0,5 - 3° C bewirkten bei Eidechsen, die zuvor in 25 oder 35° C gelebt hatten, sogar Phasenverschiebungen von über 10 Std.. Die Sonnenkompaßorientierung von Amphipoden und Wolfsspinnen (Pardi, Grassi 1955, Pardi 1957; Papi, Serretti, Parrini 1957) wird durch Abkühlung auf 0 - 3° C bzw. 2 - 5° C gestört, da die "innere Uhr" bei Kälte langsamer läuft oder sogar stehen bleibt. Eine vorübergehende Erwärmung bewirkte bei Amphipoden das Umgekehrte. Beim Wasserläufer Velia currens F. konnte dagegen Emeis (1959) keine Wirkung der Abkühlung auf 1 - 2° C auf die Orientierungsrhythmik feststellen.

Bei Tauben wird seit der Entdeckung des "Wintereffektes" (Kramer 1955; Kramer und v. St. Paul 1956) und des "Temperatureffektes" (Wallraff 1957) ein Einfluß der Temperatur auf das Heimfindevermögen diskutiert (Wallraff 1959b, 1960). Wahrscheinlich handelt es sich dabei jedoch nicht um direkte Einwirkungen auf den Gang der inneren Uhr, da Tauben gleichwarme Tiere sind.

a) Mehrstündige Temperaturerhöhung:

Die Haltungstemperatur meiner Versuchstiere, 4 Ruinen- und 3 Smaragdeidechsen, schwankte bei diesen Versuchen zwischen 17 - 20° C. Noch kühler konnte ich sie nicht halten, da dann eine Dressur kaum noch möglich gewesen wäre. Bei jedem Dressurversuch durften sie sich auf der Heizplatte in der Arena aufwärmen; die Bodentemperatur über der Heizplatte betrug in diesen Versuchen an der wärmsten Stelle + 32° C.
Bei den Ruineneidechsen erhöhte ich die Haltungstemperatur jeweils für $5^1/2$ Stunden auf 36 ± 0,5° C. 2 der 4 Tiere (Abb. 16a R_1 und R_2) erwärmte ich am Tage zwischen 9^{00} 14^{30} Uhr, die andern beiden (R_3 und R_4) nachts zwischen 20^{30} und 2^{00} Uhr. Die Beleuchtungsintensität blieb während der Temperaturerhöhung am Tage angenähert die

gleiche.
Die Haltungstemperatur der 3 Smaragdeidechsen erhöhte ich in einer Versuchsreihe die ganze Nacht über von 18^{00} bis 6^{00} Uhr auf $35 \pm 0{,}5^{\circ}$ C, in der andern nur für 9 Stunden von 18^{00} bis 3^{00} Uhr, jedoch auf $38 \pm 0{,}5^{\circ}$ C.

Nach einer kleinen Erholungspause im Anschluß an die Erwärmung prüfte ich am Tage ihre Richtungswahlen. Zur Kontrolle registrierte ich die Richtungswahlen aller 7 Tiere ohne vorherige Temperaturerhöhung.
Wie man an der Länge der mittleren Vektoren erkennen kann (Abb. 16a und b), verschlechterte sich die Orientierungsleistung nach der Erwärmung z. T. sehr stark. Während sie nur bei 3 der 7 Tiere überhaupt nicht litt, streuten die Richtungswahlen einer Ruineneidechse (Abb. 16a R_4) sowie einer Smaragdeidechse nach der Temperaturerhöhung auf $35 \pm 0{,}5^{\circ}$ C (Abb. 16 b S_2) und zweier Smaragdeidechsen nach Erwärmung auf $38 \pm 0{,}5^{\circ}$ C (Abb. 16 b S_2 und S_3) so stark, daß sie von zufallsmäßiger Verteilung nicht zu unterscheiden waren ($P > 0{,}01$).- In allen diesen von zufallsmäßiger Verteilung nicht verschiedenen Stichproben sind die Richtungen der mittleren Vektoren in Abb. 16 a, b nur vollständigkeitshalber angegeben. -
Berücksichtigt man nur die Tiere, deren Richtungswahlen nach der Erwärmung nicht zufallsmäßig streuten (R_1; R_2; R_3; S_1 und S_3 nach Erwärmung auf 35° C) so zeigt sich, daß ihre mittleren Wahlrichtungen nicht von denen im Kontrollversuch zu unterscheiden sind ($P > 0{,}05$). Daher dürfte der Gang der inneren Uhr durch die Erwärmung kaum beschleunigt worden sein. Warum einige Tiere nach der Erwärmung versagten, bleibt noch offen; denkbar wäre, daß hier die schädliche Temperatur bereits erreicht oder gar überschritten war. Obwohl normalerweise Temperaturen von 35 - 38° C den Ruinen- und Smaragdeidechsen noch nicht schaden, könnte bei meinen Versuchstieren nach monatelanger Haltung im Kühlen bei verminderter Freßlust die Widerstandskraft starken Temperaturerhöhungen gegenüber

deutlich gemindert worden sein. Nach Lutfi (1936) und Herter (1941a) erniedrigt sich bei Eidechsen nach einem mehrmonatigen Aufenthalt in sonnenloser, kalter Umgebung die Vorzugstemperatur um mehrere Grade. Auch ich konnte in Vorversuchen bei Ruineneidechsen beobachten, daß ihre Letaltemperatur nach solcher Haltung deutlich tiefer lag.

b) Mehrstündige Temperaturerniedrigung:

Die für diese Versuchsreihe ausgewählten Ruineneidechsen hielt ich bei einer Temperatur von 30 ± 1° C. Da die Tiere jedoch während der Dressuren für die Zeit, die sie vom Start bis zum Aufsuchen der Heizplatte benötigten, einer Bodentemperatur von etwa 15° C sowie einer Lufttemperatur von etwa 16° C (3 cm über dem Arenaboden) ausgesetzt waren, wurde die Haltungstemperatur täglich mehrere Male kurzfristig unterschritten. Die Kühltemperatur hatte ich in allen Versuchen so gewählt, daß sie in jedem Falle noch mehrere Grade über der von Weigmann (1929) für Mauereidechsen angegebenen Minimaltemperatur von - 1,3° C lag. Die Beleuchtungsstärke betrug tagsüber im Terrarium etwa 160 lx, im Kühlschrank 150 lx. Zwei Ruineneidechsen kühlte ich vormittags von 8^{30} - 12^{00} Uhr auf 4 ± 1,5° C ab. Sowohl an diesem als auch am darauffolgenden Tage prüfte ich ihre Richtungswahlen. Wie Abb. 17 zeigt, wichen bei beiden gekühlten Tieren die mittleren Richtungswahlen im Vergleich zu Kontrollversuchen so ab, als ob die "innere Uhr" langsamer liefe. Statistisch läßt sich der Unterschied aber bei einem Tier (Abb.17 R_2) nicht prüfen, da hier die Streuungen der Richtungswahlen unter Versuchs- und Kontrollbedingungen verschieden waren. Beim zweiten dagegen unterschieden sich die Richtungen der mittleren Vektoren statistisch gesichert ($P < 0,01$). Nimmt man eine durchschnittliche Verrechnung der Sonnenwanderung von 15° pro Stunde an, so wäre der Gang der "inneren Uhr" durch den $3^1/2$ - stündigen Kälteschock im

Mittel um knapp $1^1/2$ Std. verlangsamt worden. Am Tage darauf war die Verzögerung bei einem Tier schon wieder vollkommen ausgeglichen , bei dem andern jedoch nur etwa zur Hälfte.

Mit weiteren 4 Ruineneidechsen führte ich folgende Versuchsreihen durch:

1) 4-stündiger Kälteschock von 4 $\pm$ 1,5° C vormittags von 7^{00} - 11^{00} Uhr.
2) $5^1/2$-stündiger Kälteschock von 4 $\pm$ 1,5° C vormittags von 6^{45} - 12^{15} Uhr.
3) $5^1/2$-stündiger Kälteschock von 3 $\pm$ 1,5° C nachts von 18^{30} - 24^{00} Uhr.
4) $5^1/2$-stündiger Kälteschock von 3 $\pm$ 1,5° C nachts von 0^{30} - 6^{00}Uhr.

In Versuch 1 und 2 prüfte ich die Richtungswahlen der Eidechsen sowohl am Tage der Unterkühlung als auch am darauffolgenden, in 3 und 4 dagegen nur während der ersten Hellphase nach der nächtlichen Temperaturerniedrigung. Versuch 4 ließ sich nur an drei Tieren durchführen.

Wie Abb. 18 belegt, wichen auch bei diesen Tieren die mittleren Richtungswahlen in allen 4 Versuchsreihen von denen der Kontrollen im Sinne eines "Nachgehens" der "inneren Uhr" ab. Sie lagen in einer Richtung, die die Eidechsen zu einem früheren Zeitpunkt hätten einschlagen müssen. In Versuch 1 und 2 waren am Tage der Unterkühlung die mittleren Wahlrichtungen gesichert von denen der Kontrollversuche verschieden ($P < 0,01$).- Bei einem Tier (R_2) war in Versuch 1 die statistische Prüfung nicht möglich, da in diesem Falle die Varianzen der Richtungswahlen unter Versuchs- und Kontrollbedingungen voneinander abwichen.- Nur bei zwei Tieren (R_1 und R_4) war die Ablenkung der mittleren Richtungswahlen nach dem $5^1/2$ - stündigen Kälteschock noch um mehrere Grade stärker als nach dem 4 - stündigen. Allerdings waren die Unterschiede von 14° bzw. 11° nicht gesichert ($P > 0,01$).

Den Ablenkungen der mittleren Richtungswahlen entsprechen

Verspätungen der inneren Uhr, die in Versuch 1 zwischen 2 Std. und 3 Std. 8 Min., in Versuch 2 dagegen nur zwischen 2 Std. 55 Min. und 3 Std. 5 Min. schwanken. Am Tage nach dem Kälteschock waren die Verzögerungen in beiden Versuchen so weit ausgeglichen, daß sich die mittleren Wahlrichtungen jetzt nicht mehr gesichert von denen unter Kontrollbedingungen unterschieden ($P > 0{,}01$).
Weniger wirksam waren dagegen die Unterkühlungen während der Nacht. Nur bei einem der vier Tiere (Abb. 18 R_2) waren die mittleren Wahlrichtungen in Versuch 3 und 4 gesichert von der des Kontrollversuches verschieden ($P < 0{,}01$). Während der ersten und zweiten Nachthälfte war die Wirkung des Kälteschocks angenähert gleich, dagegen war sie am Vormittag und in der Nacht verschieden: Bei einem Tier (Abb. 18 R_1) waren die mittleren Wahlrichtungen im Anschluß an die $5^1/2$ - stündigen Temperaturerniedrigungen am Vormittag und während der ersten Nachthälfte auch gesichert verschieden ($P < 0{,}01$). Aus der mittleren Ablenkung der Richtungswahlen folgt, daß im Versuch 3 die "innere Uhr" zwischen 1 Std. 4 Min. und 1 Std. 44 Min. nachging und im Versuch 4 zwischen 1 Std. 39 Min. und 1 Std. 52 Min. . Während der Gang der "inneren Uhr" sich durch einen $5^1/2$ - stündigen Kälteschock am Tage durchschnittlich um etwa 32 Min. pro Stunde verzögerte, waren es in der Nacht nur etwa 12 bis 20 Min. pro Stunde.

Die unterschiedlich starke Ablenkung der mittleren Richtungswahlen nach der Unterkühlung am Tage sowie in der Nacht könnte dadurch bedingt sein, daß die "innere Uhr" während der Hell- und Dunkelphase auf plötzliche und starke Temperaturerniedrigungen verschieden stark anspricht. Das würde gut mit den Ergebnissen von Stephens (1957) sowie von Bünning (1958a, 1959) übereinstimmen, die bei der Winkerkrabbe (Uca pugnax) bzw. der Schabe (Periplaneta americana L) nachweisen konnten, daß die Wirkung eines Kälteschocks in starkem Maße davon abhängt, welche Phase der "inneren Uhr" getroffen wird. Bei meinem

Versuchen muß man allerdings bedenken, daß im Anschluß an die nächtlichen Kälteschocks, noch bevor ich die Richtungswahlen der Tiere registrieren konnte, jeweils der morgendliche Lichtbeginn regulierend auf die nachgehende "innere Uhr" eingewirkt haben könnte, wodurch sich die Wirkung des nächtlichen Kälteschocks abschwächte. Dann wäre allerdings nicht zu verstehen, warum am Tage nach dem Vormittags - Kälteschock die mittleren Richtungswahlen noch etwa in gleicher Größenordnung wie die nach den nächtlichen Kälteschocks von denen der Kontrollversuche abweichen, obwohl in diesem Falle außer dem morgendlichen Lichtbeginn auch der abendliche Dunkelbeginn regulierend auf die "innere Uhr" eingewirkt haben müßte. Schließlich könnte die stärkere Wirkung des Kälteschocks am Tage aber auch dadurch mitverursacht worden sein, daß die Eidechsen bei den extrem tiefen Temperaturen ihre Augen meist geschlossen hielten, so daß zur Temperaturerniedrigung am Tage noch ein subjektiver Dunkelschock hinzukam. Jedoch scheint auch diese Deutung abwegig zu sein, da in einigen Kontrollversuchen mit anderen Eidechsen ein mehrstündiger Dunkelaufenthalt die Richtungswahlen nicht beeinflußte. Auch eine längere Narkose (vgl. oben S. 26) blieb wirkungslos.

Die Befunde der Versuchsreihe 3 und 4 kann man schließlich als Bestätigung dafür ansehen, daß Eidechsen, wie Fischer (1961) fand, die Sonnenwanderung nachts über Nord verrechnen. Würden sie nämlich nachts entgegengesetzt als am Tage kompensieren, dann müßten die mittleren Richtungswahlen am frühen Vormittag im Anschluß an den nächtlichen Kälteschock zunächst in positiver Richtung von denen der Kontrollversuche abweichen, und erst nach einigen Stunden je nach dem Grad der Verzögerung in negativer. Da aber die mittleren Richtungswahlen auch schon sofort mit dem Beginn der Hellphase in negativer Richtung von denen der Kontrollversuche abwichen, müssen die Eidechsen den Gang der Sonne über Nord verrechnet haben.

Erörterung der Befunde

1) Das Vermögen, die tageszeitliche Wanderung einer Lichtquelle zu kompensieren, ließ sich unter den Eidechsen außer bei Lacerta viridis Laur. (Fischer und Birukow 1960a, Fischer 1960b, 1961) auch bei Lacerta muralis Laur. und Lacerta sicula Raf. nachweisen.
Eines der Hauptziele dieser Arbeit war es aufzuklären, auf welche Art und Weise die Eidechsen in einer räumlich begrenzten Arena Richtungswinkel relativ zu einer endlichen Lichtquelle messen. Zur Ortung des dressurgemäßen Platzes, an dem die Tiere die "Belohnung" erwarten, dienen zwei Koordinaten, deren eine die Richtung vom betreffenden Punkt des Arenarandes zur Lichtquelle darstellt, während die andere vom zugehörigen Radius gebildet wird. Den von beiden eingeschlossenen Winkel halten die Tiere größenrichtig auch in einer vergrößerten Rundarena ein. Diese Art der Azimutbestimmung macht es erklärlich, warum die Eidechsen den Dressurort auch auf weiten Umwegen aufsuchen können und warum der Startort innerhalb der Arena beliebig gewählt werden kann. Der Verdacht, daß bei einer endlichen Lichtquelle auch die Entfernung Dressurplatz - Lichtquelle eine Rolle spielen könnte, hat sich dagegen nicht bestätigt.
Erneut ließ sich nachweisen, daß die Eidechsen sich nach keinen weiteren optischen Marken innerhalb und außerhalb der Arena außer der künstlichen Sonne selber richten. Optische Marken, deren Lage relativ zum Dressurplatz sich im Laufe des Tages gleichlaufend mit der Azimutkurve der künstlichen Sonne veränderte, blieben unbeachtet; dagegen konnten die Eidechsen Marken, deren Lage relativ zum Dressurplatz während des Tages konstant blieb, als Hilfen zur Orientierung verwenden. "Landmarken" dürften für die Eidechsen auch bei der Orientierung im Freien bedeutsam sein.

2) Auch nach meinen Befunden nutzen die Eidechsen zur Richtungsbestimmung allein den Azimutwinkel der richtenden Lichtquelle; ihre Höhe enthält offenbar keine zusätzliche Information. Dennoch nehmen sie die Höhe einer Lichtquelle, wie sich in "Zweilichtversuchen" (vgl. S. 22) zeigt, durchaus wahr; die niedrigere der beiden simultan gebotenen Lichtquellen wird bevorzugt. Mit wachsendem Höhenwinkel verschlechtert sich die Orientierungsleistung allmählich und erlischt vollkommen bei der kritischen Höhe. Da diese bei den Smaragdeidechsen über 79° beträgt, würden sie sich im südlichsten Teil ihres natürlichen Verbreitungsgebietes auch im Hochsommer um die Mittagszeit noch gut orientieren können, da die maximale Sonnenhöhe dort nur knapp 75° beträgt. Die Mauer- und Ruineneidechse wären aber kaum dazu im Stande gewesen. Meine Versuchstiere stammten allerdings aus nördlicheren Gegenden, wo die Sonnenhöhe um die Mittagszeit höchstens 70° beträgt. Zudem sind Eidechsen um die Mittagszeit am wenigsten aktiv (Hoffmann 1959, Fischer 1961).

3) Bei der Sonnenkompaßorientierung sind die Eidechsen anscheinend besonders stark auf das Lernen angewiesen. Dies zeigt sich darin, daß die Mehrzahl aller geprüften Individuen für Richtungsdressuren überhaupt ungeeignet war, während die übrigen Tiere erst nach der Überwindung der Winkelkonstanz durch mehrwöchige Dressuren zu verschiedenen Tageszeiten den Sonnenkompaß zu gebrauchen lernten. Fische (Braemer 1959, 1960, Braemer und Schwassmann 1963), Stare (Kramer und v. St. Paul 1950, Hoffmann 1953) und Tauben (Kramer und Riese 1952, Schmidt-Koenig 1958) leisten bei der Richtungsdressur erheblich mehr. Auch das Erlernen einer "inversen" Sonnenbahn (Fischer und Birukow 1962) spricht für den hohen Anteil des Lernens, obwohl die ohne Sonnenlicht aufgezogenen, erfahrungslosen Tiere sich dabei "ambivalent" verhielten, d. h. auch die "richtige" Sonnenbahn im Uhrzeigersinne

mit einrechneten, die sie nie in ihrem Leben gesehen hatten, jedoch offenbar angeborenermaßen kannten. Wie unsere Versuche zeigen, können Eidechsen sogar vom normalen abweichende Azimutwinkelgeschwindigkeiten von 360°/ 12 Std. zu kompensieren lernen. Andererseits können aber sonnenlos aufgezogene Eidechsen nach Fischer und Birukow (1962) schon aus drei getrennten Punkten einer normalen Sonnenbahn ihren Gesamtverlauf bestimmen. Darin zeigt sich der Anteil des Angeborenen; die wahrscheinlich voll angeborene Fähigkeit, den normalen Sonnenlauf rechnerisch zu kompensieren, scheint jedoch bei Eidechsen in besonders hohem Maße Anpassungen an die variablen Parameter der Sonnenbahn zu erlauben.

4) Wie die Narkoseversuche zeigten, beeinflußt Äther die Orientierungsleistung der Eidechsen ebensowenig wie das Zeitgedächtnis der Ameisen (Grabensberger 1934) und Bienen (Kalmus 1934, Schmid 1964). Die physiologische Uhr scheint während der mehrstündigen Narkose weiterzulaufen. Auch mehrstündige Temperaturerhöhungen sind anders als bei Amphipoden (Pardi und Grassi 1955, Pardi 1957) unwirksam. Dagegen beeinflußt eine mehrstündige Temperaturerniedrigung die innere Uhr der Eidechsen im Prinzip genauso wie bei Amphipoden, Wolfsspinnen (Papi, Serretti, Parrini 1957) Bienen (Kalmus 1934, Renner 1957) und Ameisen (Grabensberger 1934): ihr Gang verlangsamt sich. Dies stimmt auch mit dem Einfluß tiefer Temperaturen auf die Aktivitätsperiodik der Eidechsen nach Hoffmann (1957a) überein. Fischer (1960b, 1961) vermutete, daß Orientierung und lokomotorische Aktivität von derselben Uhr gesteuert werden. Allerdings beeinflußt die Temperaturerhöhung nach Hoffmann wohl die Aktivitätsperiodik der Eidechsen, nach meinen Befunden jedoch nicht ihre Orientierung.
Der rasche Ausgleich der Phasenverschiebung nach einem Kälteschock am Vormittag im nachfolgenden Hell- Dunkel-

Wechsel entspricht der von Fischer (1960b, 1961) festgestellten schnellen Rückanpassungsfähigkeit der Eidechsen nach vorheriger Umstimmung auf einen um 6 Std. phasenverschobenen Tag. Die Kälteempfindlichkeit des Sonnenkompasses von Eidechsen würde die Orientierung im Freiland kaum stören; in ihrem Verbreitungsgebiet sind während des Sommerhalbjahres Temperaturstürze vom Ausmaß der im Experiment erzeugten selten. Nächtliche Abkühlungen würden ebenfalls nicht stören, da ein Kälteschock zur Nachtzeit, wie sich in meinen Versuchen zeigte, nur wenig wirkt, und kleine Temperaturschwankungen völlig wirkungslos bleiben. Hinzu kommt, daß Eidechsen vermöge ihrer Beweglichkeit jederzeit thermisch günstige Kleinklimate aufsuchen können; eine physiologische Wärmeregulation ist bei ihnen bekanntlich noch nicht oder höchstens in den ersten Ansätzen möglich. (Bogert 1949, 1953).

Zusammenfassung

1) Ruinen- und Mauereidechsen (Lacerta sicula Raf. und Lacerta muralis Laur.) erlernten ebenso wie früher Smaragdeidechsen (Fischer 1961) die Himmelsrichtung eines warmen Platzes innerhalb einer runden Dressurarena. Die Richtungsdressur zu verschiedenen Tageszeiten unter einer "künstlichen Sonne" dauerte bei ihnen mehrere Wochen.

2) Den Ort, an dem die Eidechsen den warmen Platz erwarteten, bestimmten sie vom Rande der Arena aus, indem sie den tageszeitgemäßen Winkel ermittelten, den die Richtung zur Lichtquelle und der Radius des Dressurortes einschließen. In einer vergrößerten Rundarena waren die zuvor in einer kleinen Arena dressierten Tiere sofort orientiert, wichen jedoch in voraussagbarer Weise von der objektiven Sollrichtung ab. Eine gestaltliche Verformung der Arena vertrugen sie jedoch nicht.

3) Raummarken, deren relative Lage zum Dressurplatz sich gleichlaufend mit den Azimuten der Lichtquelle veränderte, beachteten die Eidechsen nicht. Dagegen konnten sie dressurortsgebundene optische Marken als Orientierungshilfen verwenden.

4) Eine Ruinen- und eine Smaragdeidechse lernten eine Azimutwinkelgeschwindigkeit der "künstlichen Sonne" von 360° / 12 Std. zu verrechnen. Jedoch versagten zwei Smaragdeidechsen bei einer Azimutwinkelgeschwindigkeit von 270° / 12 Std. vollkommen; bei der normalen Winkelgeschwindigkeit dagegen erlernten sie anschließend beide die Kompaßrichtung. Diese Unterschiede sind vermutlich dadurch bedingt, daß die Eidechsen zur Nachtzeit nicht eine andere Winkelgeschwindigkeit als am Tage einrechnen und den Drehsinn des Kompensierens nicht

beliebig verändern können.

5) Der kritische Höhenwinkel der Lichtquelle, bei dem eine Azimutbestimmung noch möglich war, betrug bei drei Smaragdeidechsen mehr als 79°, bei einer Ruinen- und einer Mauereidechse 70 - 75°.

6) Bei der Orientierung nach zwei gleichzeitig gebotenen Lichtquellen im Testversuch entschieden sich die Eidechsen alternativ für die eine von beiden. Waren ihre Höhen verschieden, so wurde die jeweils niedrigere gewählt.

7) Äthernarkosen von 3 - 3 1/2 Std. hatten keinen Einfluß auf die Sonnenkompaßorientierung. Mehrstündige Temperaturerhöhungen waren ebenfalls unwirksam . Dagegen verzögerte eine mehrstündige Temperaturerniedrigung den Gang der "inneren Uhr" so, daß die Eidechsen zur gegebenen Zeit einen Richtungswinkel zur Lampe wählten, der schon zu einem früheren Zeitpunkt galt.

Literaturverzeichnis

Aschoff, J. (1960): Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold Spr. Harbor Symp. quant Biol. 25, 11 - 28

Batschelet, E.: Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms. AIBS 1965

Birukow, G. und R. L. De Valios (1955): Über den Einfluß der Höhe einer Lichtquelle auf die Lichtkompaßorientierung des Mistkäfers Geotrupes silvaticus Panz. Naturwiss. 42, 349

Birukow, G. (1956): Lichtkompaßorientierung beim Wasserläufer Velia currens F. (Heteroptera) am Tage und zur Nachtzeit. I. Herbst- und Winterversuche. Z. Tierpsychol. 13, 463 - 484

Ders. (1963): Time - Compensated sun - orientation in animals. Proc. of the XVI. International Congress of Zoology, Washington 1963, 346 - 350

Ders. und K. Fischer, H. Böttcher (1963): Die Sonnenkompaßorientierung der Eidechsen. Ergebn. Biol. 26, 216 - 234

Bogert, Ch. M. (1949): Thermoregulation in Reptiles, a factor in evolution. Evolution 3, 195 - 211

Ders. (1953): Thermoregulation in reptiles. Zoologica (New York) 38, 63 - 64

Braemer, W. (1959): Versuche zu der im Richtungsgehen der Fische enthaltenen Zeitschätzung. Verh. D. Zool. Ges. Münster (Westf.) 276 - 288

Ders. (1960): A critical review of the sun - azimuth hypothesis. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25, 413-427

Ders. und H. O. Schwassmann (1963): Vom Rhythmus der Sonnenorientierung am Äquator (bei Fischen). Ergebn. Biol. 26, 182 - 201

Brown, F. A. jr. and H. M. Webb (1948): Temperature relations of an endogenous daily rhythmicity in the fiddler crab, Uca pugilator. Physiol. Zool. 21, 371 - 381

Brown, F. A. jr., H. M. Webb, M. F. Bennet, e. M. J. Sandeen (1954): Temperature - independence of the frequency of the endogenous tidal rhythm of Uca pugnax. Physiol. Zool. 27, 345 - 349

Bruce, V. G. (1956): Temperature independence in an uni - cellular "clock". Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash) 42, 676 - 682

Bünning, E. (1958a): Über den Temperatureinfluß auf die endogene Tagesrhythmik, besonders bei Periplaneta americana. Biol. Zbl. 77, 141 - 152

Ders. (1959): Zur Analyse des Zeitsinnes bei Periplaneta americana. Z. Naturforsch. 14b, 1 - 4

Ders. Die Physiologische Uhr. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer Verlag 1963

Durand, D. and J. A. Greenwood (1958): Modifikations of the Rayleigh test for uniformity in analysis of two-dimensional orientation data. J. Geology 66, 229 - 238

Diebschlag, E. (1938): Beobachtungen und Versuche an intakten und großhirnlosen Eidechsen und Ringelnattern. Zool. Anz. 124, 30 - 40

Emeis, D. (1959): Untersuchungen zur Lichtkompaßorientierung des Wasserläufers Velia currens F. Z. Tierpsychol. 16, 129 - 154

Ferguson, D. E. (1963): Orientation in three species of anuran amphibians. Ergebn. Biol. 26 , 128 - 134

Fischer, K. und Birukow, G. (1960): Dressur von Smaragdeidechsen auf Kompaßrichtungen. Naturwiss. 47, 93 - 94

Fischer, K. (1960): Experimentelle Beeinflussung der inneren Uhr bei der Sonnenkompaßorientierung und der Laufaktivität von Lacerta viridis Laur. Naturwiss. 47, 287 - 288

Ders. (1961): Untersuchungen zur Sonnenkompaßorientierung und der Laufaktivität von Smaragdeidechsen (Lacerta viridis Laur.) Z. Tierpsychol. 18, 450 - 470

Ders. und Birukow, G. (1962): Lichtkompaßorientierung sonnenlos aufgezogener Smaragdeidechsen (Lacerta viridis Laur.) Verh. D. Zool. Ges. Wien, 316 - 321

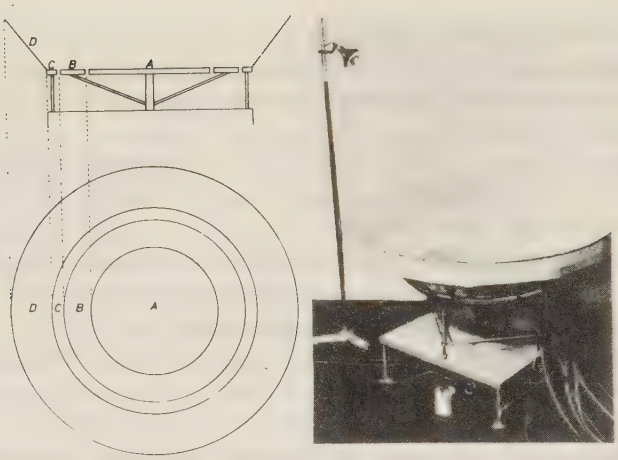
Ders. (1964): Spontanes Richtungsfinden nach dem Sonnenstand bei Chelonia mydas Naturwiss. 51, 203
Frisch, K. v. (1950): Die Sonne als Kompaß im Leben der Bienen. Experientia (Basel) 6, 210 - 221
Gould, E. (1957): Orientation in Box Turtles Terrapene c. carolina (Linnaeus) Biol. Bull. 112, 336 - 348
Grabensberger, W. (1934): Zeitgedächtnis bei Ameisen und Termiten. Z. vergl. Physiol. 20, 1 - 54
Greenwood, J. A. and D. Durand (1955): The distribution of length and components of the sum of n random unit vectors. Ann, Math. Stat. 26, 233 - 246
Gumbel, E. J., J. A. Greenwood and D. Durand (1953): The circular normal distribution. Theory and tables. J. Amer. Stat. Assn. 48, 131 - 152
Hasler, A. D., R. M. Horrall, W. J. Wisby and W. Braemer (1958): Sun orientation and homing in fishes. Limnol. and Oceanogr. 3, 353 - 361
Hasler, A. D. and H. O. Schwassmann (1960): Sun orientation of fish at different latitudes. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25, 429 - 441
Herter, K. (1941a): Über Vorzugstemperaturen von Reptilien. Z. vergl. Physiol. 28, 105 - 141
Ders. (1941b): Über das Wesen der Vorzugstemperatur bei Echsen und Nagern. Z. vergl. Physiol. 28, 358 - 388
Hoffmann, K. (1953a): Die Einrechnung der Sonnenwanderung bei der Richtungsweisung des sonnenlos aufgezogenen Stares. Naturwiss. 40, 148
Ders. (1953b): Experimentelle Änderung des Richtungsfindens beim Star durch Beeinflussung der inneren Uhr. Naturwiss. 40, 608 - 609
Ders. (1955): Aktivitätsregistrierung frischgeschlüpfter Eidechsen. Z. vergl. Physiol. 37, 253 - 262
Ders. (1957a): Über den Einfluß der Temperatur auf die Tagesperiodik bei einem Poikilothermen . Naturwiss. 44, 358 - 359
Ders. (1957b): Angeborene Tagesperiodik bei Eidechsen.

Naturwiss. 44, 359 - 360
Ders. (1958): Die Richtungsorientierung von Staren unter der Mitternachtssonne. Z. vergl. Physiol. 41, 471 - 480
Ders. (1959): Aktivitätsperiodik von im 18 - und 36 - Stunden - Tag erbrüteten Eidechsen. Z. vergl. Physiol. 42, 422 - 432
Ders. (1960): Versuche zur Analyse der Tagesperiodik I. Der Einfluß der Lichtintensität. Z. vergl. Physiol. 43, 544 - 566
Ders. (1963): Zur Beziehung zwischen Phasenlage und Spontanfrequenz bei der endogenen Tagesperiodik. Z. Naturforsch. 18b, 154 - 157
Honjo, J. (1937): Beiträge zur Lichtkompaßbewegung der Insekten, insbesondere in bezug auf zwei Lichtquellen. Zool. Jb. Abt. Physiol. 57, 375 - 416
Kalmus, H. (1934): Über die Natur des Zeitgedächtnis bei Bienen. Z. vergl. Physiol. 20, 405 - 419
Ders. (1956): Sun navigation of Apis mellifica L. in the southern hemisphere. J. exp. Biol. 33, 554 - 565
Kirk, R. L. and Laucelot Hogben (1946): Studies on temperature regulation. II Amphibia and reptiles. J. exp. Biol. 22, 213 - 220
Kitzler, (1941): Paarungsbiologie einiger Eidechsen. Z. Tierpsychol. 4, 353 - 402
Kramer, G. (1937): Beobachtungen über Paarungsbiologie und soziales Verhalten von Mauereidechsen. Z. Morph. Oek. Tiere 32, 752 - 783
Ders. (1938): Angaben zur Fortpflanzung und Entwicklung von Mauereidechsen, Senckenbergiana 20, 66 - 80
Ders. und U. v. St. Paul (1950b): Stare (Sturnus vulgaris) lassen sich auf Himmelsrichtungen dressieren. Naturwiss. 37, 526
Ders. und E. Riese (1952): Die Dressur von Brieftauben auf Kompaßrichtung im Wahlkäfig. Z. Tierpsychol. 9, 245-251
Ders. (1953): Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorien-

tierung verwertet. J. Orn. 94, 201 - 219
Ders. (1955): Einfluß von Temperatur und Erfahrung auf das Heimfindevermögen von Brieftauben. J. Orn. 95, 343 - 347
Ders. und U. v. St. Paul.(1956): Weitere Erfahrungen über den "Wintereffekt" beim Heimfindevermögen von Brieftauben. J. Orn. 97, 353 - 370
Kuiper, H. N. (1960): Tests concerning random points on a circle. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Series A. 63, 38 - 47
Lindauer, M. (1954): Dauertänze im Bienenstock und ihre Beziehung zur Sonnenbahn. Naturwiss. 41, 506
Ders. (1957): Sonnenorientierung der Bienen unter der Äquatorsonne und zur Nachtzeit. Naturwiss. 44, 1 - 6
Ders. (1959): Angeborene und erlernte Komponenten in der Sonnenorientierung der Bienen. Z. vergl. Physiol. 42, 43 - 62
Ders. (1963): Kompaßorientierung. Ergebn. Biol. 26, 158-181
Linder, A.: Handliche Sammlung Mathematisch-Statistischer Tafeln. Birkhäuser Verlag Basel und Stuttgart 1961
Lüters, W. und Birukow, G. (1963): Sonnenkompaßorientierung der Brandmaus (Apodemus agrarius Pall.). Naturwiss. 50, 737 - 738
Lutfi, M. (1936): Das thermotaktische Verhalten einiger Reptilien. Diss. Philos. Fak. Friedr. Wilh.-Univ. Berlin
Markl, H. (1964): Geomenotaktische Fehlorientierung bei Formica polyctena Förster. Z. vergl. Physiol. 48, 552-586
New, D. A. T., F. R. Burrowes and A. J. Edgar (1961a): Honeybee communication when the sun is close to the zenith. Nature (Lond.) 189, 155 - 156
New, D. A. T. (1961b): Effects of small zenith distances of the sun on the communication of honeybees. J. Ins. Physiol. 6, 196 - 208
Ders. (1962): The dances of honeybees at small zenith distances of the sun. J. exp. Biol. 39, 271 - 291
Papi, F., e L. Serretti, e S. Parrini (1957): Nuove

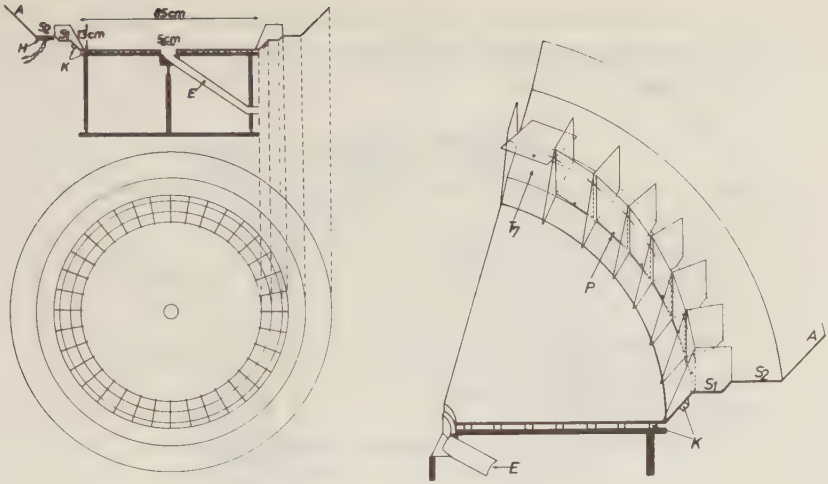
ricerche sull 'orientamento e il senso del tempo di Arctosa perita (Latr.).Z. vergl. Physiol. 39, 531 - 561
Pardi, L. and M. Grassi (1955): Experimental modification of directionfinding in Talitrus saltator (Montagu) and Talorchestia deshayesei (Aud.) (Crustaces - Amphipoda). Experientia 11, 202 - 205
Pardi, L. (1957): Modificazione sperimentale della direzione di fuga negli anfipodi ad orientamento solare. Z. Tierpsychol. 14, 261 - 275
Precht, H., J. Christophersen und H. Hensel: Temperatur und Leben. Springer Verlag Berlin, Göttingen Heidelberg 1955
Renner, M. (1957): Neue Versuche über den Zeitsinn der Honig-Biene. Z. vergl. Physiol. 40, 85 - 118
Schmid, J. (1964): Zur Frage der Störung des Bienengedächtnisses durch Narkosemittel, zugleich ein Beitrag zur Störung der sozialen Bindung durch Narkose. Z. vergl. Physiol. 47, 559 - 595
Schmidt - Koenig, K. (1958b):Experimentelle Einflußnahme auf die 24-stunden Periodik bei Brieftauben und deren Auswirkungen unter besonderer Berücksichtigung des Heimfindevermogens. Z. Tierpsychol. 15, 301 - 331
Ders. (1961): Die Sonne als Kompaß im Heim - Orientierungssystem der Brieftauben. Z. Tierpsychol. 18, 221 - 244
Schwassmann, (1960): Enviromental cues in the orientational rhythm of fish. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25, 443 - 449
Ders. und W. Braemer (1961): The effect of experimentally changed photoperiod on the sun - orientation rhythm of fish. Physiol. Zool. 34, 273 - 286
Stephens, G. S. (1957): Influence of temperature fluctuation on the diurnal melanophore rhythm of the fidder crab Uca. Physiol. Zool. 30, 55 - 69
Stephens, M. A. (1962): Exact and approximate tests for directions I. Biometrica 49, 463 - 477
Wahl, O. (1932): Zeitgedächtnis der Biene. Z. vergl.

Physiol. 16, 529 - 589
Wallraff, H. G. (1957): Korrelation zwischen Heimfindevermögen von Brieftauben und Temperatur. Naturwiss. 44, 568 - 569
Ders. (1959b): Örtlich und zeitlich bedingte Variabilität des Heimkehrverhaltens von Brieftauben. Z. Tierpsychol. 16, 513 - 544
Ders. (1960): Über Zusammenhänge des Heimkehrverhaltens von Brieftauben mit meteorologischen und geophysikalischen Faktoren. Z. Tierpsychol. 17, 82 - 113
Watson, G. S. and E. J. Williams (1956): On the construction of significance tests on the circle and the sphere. Biometrika 43, 344 - 352
Weber, (1957): Vergleichende Untersuchungen des Verhaltens von Smaragdeidechsen, Mauereidechsen und Perleidechsen, Z. Tierpsychol. 14, 448 - 472
Weigmann, R. (1929): Die Wirkung starker Abkühlung auf Amphibien und Reptilien. Z. wiss. Zool. 134, 641 - 692
Werner, G. (1954): Tänze und Zeitempfinden der Honigbiene in Abhängigkeit vom Stoffwechsel. Z. vergl. Physiol. 36, 464 - 487
Wolter, H. (1936): Beiträge zum Lichtsinn von Carcinus maenas. Zool. Jb. Abt. Physiol. 56, 581 - 612



a b

Abb. 1 a und b. a) Schema der Arena I im Querschnitt und in Aufsicht. A: Zentralplatte, B: Zwischenring mit unsichtbar eingebauter Heizplatte, C: Außenring mit Abschirmrand D.
b) Gesamtansicht der Versuchsanordnung (aus G. Birukow, K. Fischer und H. Böttcher 1963)



a b

Abb. 2. Schema der Arena II a) im Querschnitt und in Aufsicht, b) im Ausschnitt.
A: Abschirmrand, E: Einstiegsrohr, H: Heizung, K: Kühlrohr, P: Plastilinkugel, S1, S2: erste und zweite Stufe des Podestes.
Von den sieben in b) abgebildeten Fächern sind die ersten sechs verschlossen. Nur die Tür (T7) des siebten Faches steht offen.

Tab. 1 Verteilung bereits ruhender, nicht dressierter Eidechsen nach 30 Min. Aufenthalt in der Arena I.
(10 Tiere ; n = 256)

	Außen-Ring	Zwischen-Ring	Zentral-Platte
0 - 45° rechts u. links d. Lichtquelle	145	22	3
45 - 135° rechts u. links d. Lichtquelle	57	4	
135 - 180° rechts u. links d. Lichtquelle	23	2	

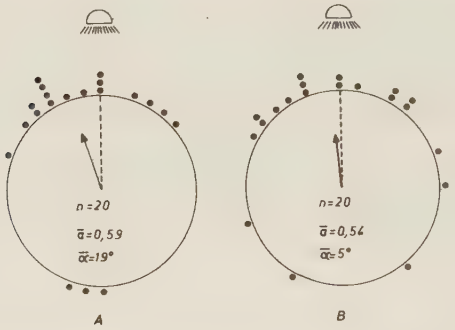


Abb. 3. Spontane Richtungswahlen zweier nicht richtungsdressierter Smaragdeidechsen in der Arena II. ● Richtung einer einzelnen Wahl, n: Anzahl aller Wahlen; $\bar{a}$: Länge des mittleren Vektors aus den n zirkulär verteilten Wahlrichtungen als Maß für deren Streuung; $\bar{\alpha}$: Richtung des mittleren Vektors als mittlere Wahlrichtung.

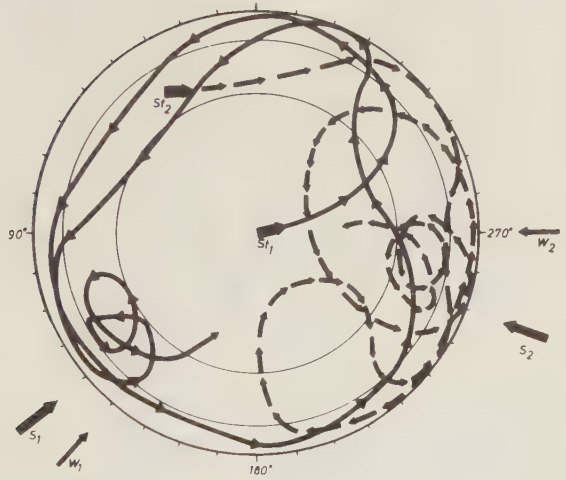


Abb. 4. Zwei Laufspuren einer nach Norden dressierten Ruineneidechse, die in der Arenamitte ("St_1", ausgezogene Spur) und von einem außerhalb des Zentrums gelegenen Punkt ("St_2", gestrichelte Spur) gestartet war. Die beiden dicken Pfeile (S_1 und S_2) geben die der Tageszeit entsprechenden "Sollwinkel" an; die beiden dünnen (W_1 und W_2) die Winkel, wo die Eidechse auf dem Zwischenring mit dem Suchen nach dem warmen Plätzchen (s. Text) begann.
(Arena I)

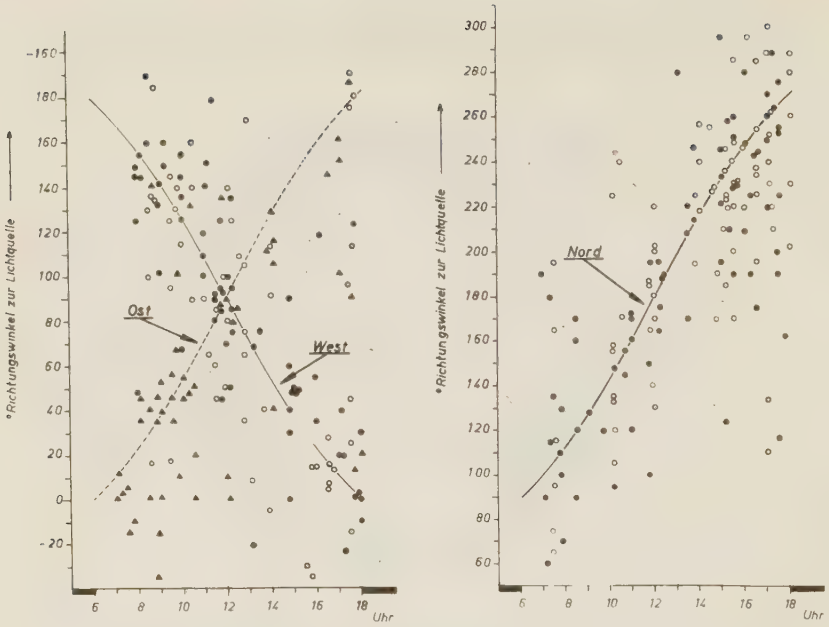


Abb. 5 a und b. Unbelohnte Richtungswahlen von zwei Mauer- (● , ●) und drei Ruineneidechsen (o , o , ▲), die a) auf West (●,o) , Ost(▲) und b) auf Nord (●,o) dressiert worden waren. Ordinate: Richtungswinkel der Wahlen zur "künstlichen Sonne". Abszisse: Uhrzeiten. - In a) liegen die "positiven" Wahlrichtungen der beiden "West" - Tiere (●,o) rechts von der Lichtquelle und die "negativen" links davon. Umgekehrt dagegen befinden sich bei dem "Ost" - Tier (▲) die "positiven" Wahlrichtungen links und die "negativen" rechts von der Lampe. Die Sonnenazimutkurven sind auf die Dressurrichtung bezogen.
(Arena I)

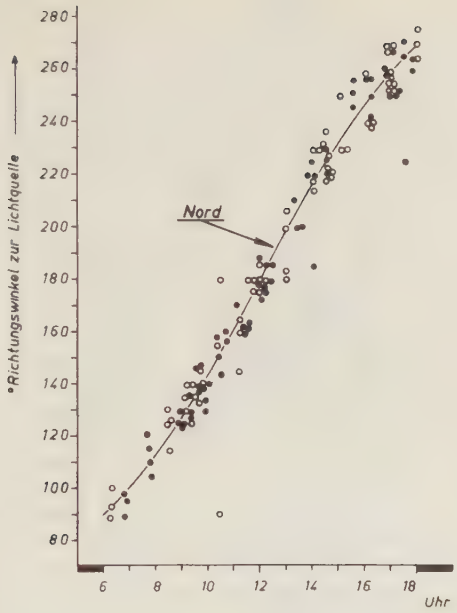


Abb. 6. Unbelohnte Richtungswahlen einer nach Norden dressierten Ruineneidechse, die in den Testversuchen vom Zentrum (●), bzw. von beliebigen anderen Punkten (○) der Arena aus starten mußte. Während der Dressurversuche startete sie dagegen ausschließlich im Zentrum der Arena.
(Arena I)

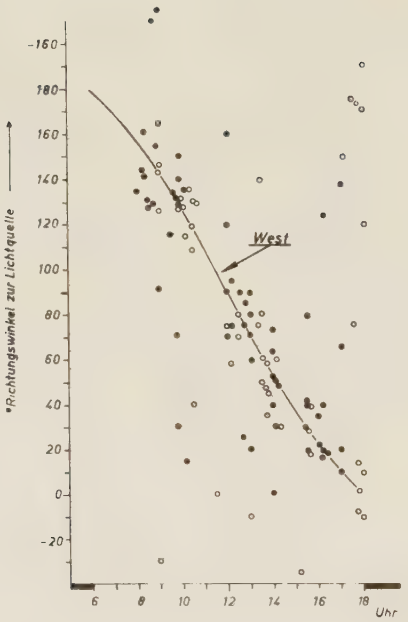


Abb. 7. Unbelohnte Richtungswahlen einer Mauer- (●) und einer Ruineneidechse (o), die nach Westen dressiert waren, nach Erhöhung der Arenaumrandung während der Testversuche. Kontrolltests bei unveränderter Umrandung wie in Abb. 5a (●, o). Die Sonnenazimutkurve ist auf die Dressurrichtung bezogen.
(Arena I)

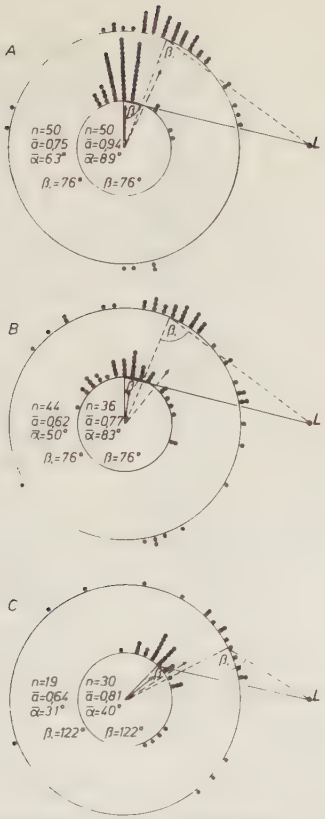


Abb. 8. Richtungswahlen von drei in der Arena I (0,8 m Ø) auf Winkelkonstanz dressierten Ruineneidechsen in einer größeren Arena (2m Ø) sowie in der kleinen Dressurarena. Tier A und B waren auf 90°, Tier C war auf 45° zur Lichtquelle dressiert. L: Standort der Lampe. β: Der Winkel, den der Radius des Dressurortes mit der Richtung zur Lichtquelle am Rande der kleinen Arena einschließt. β_1: Der größenrichtig aus der kleinen in die große Arena übertragene Winkel β. $\bar{\alpha}$: Die Richtung des mittleren Vektors aus n Richtungswahlen (●) in der kleinen (innerer Kreis) und großen Arena (äußerer Kreis). $\bar{a}$: Die Länge des mittleren Vektors.

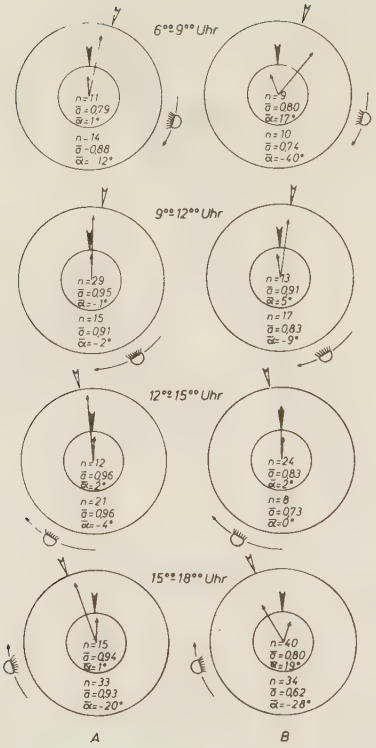


Abb. 9. Richtungswahlen von zwei in der Arena I (Ø 0,8 m; innerer Kreis) auf Nordrichtung dressierten Eidechsen - A) Lacerta sicula, B) L. viridis - in einer größeren Arena (Ø 2 m; äußerer Kreis) sowie in der Dressurarena. ▼ : Dressurrichtung in der kleinen Arena; ▽ : in der großen Arena zu erwartende Wahlrichtung bei der Richtungsbestimmung vom Arenarand aus. Die mittleren Wahlrichtungen $\bar{\alpha}$ sind auf die Dressurrichtung bezogen; Abweichungen zur Lampe hin sind mit einem Minuszeichen versehen.

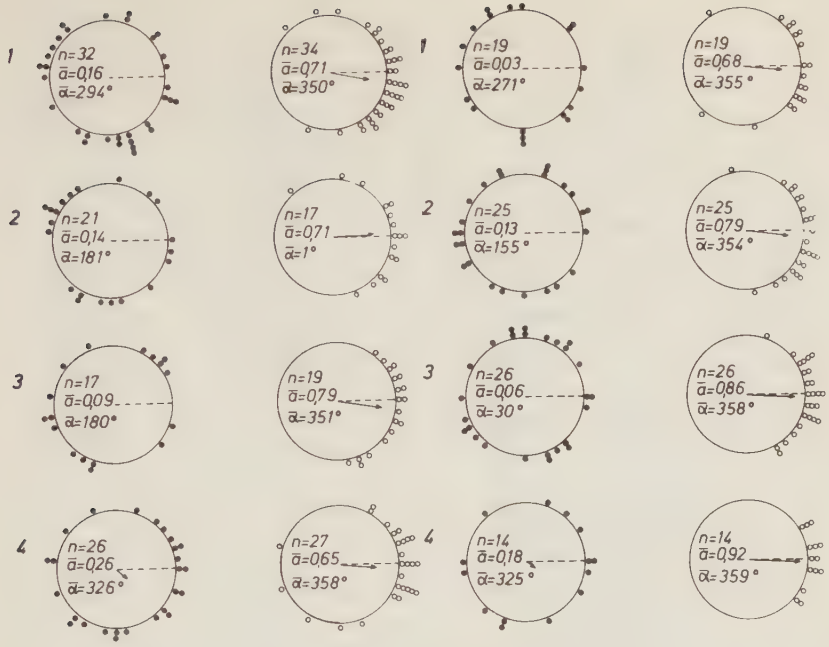


Abb. 10 a und b. Unbelohnte Richtungswahlen auf Nordrichtung dressierter Mauer- und Ruineneidechsen
a) bei diffusem Licht sowie zur Kontrolle unter der normalen "künstlichen Sonne";
b) unter einer "künstlichen Äquatorsonne" (Lampe senkrecht über der Arenamitte) in der Zeit von 11^{00} bis 13^{00} Uhr sowie zur Kontrolle zur gleichen Zeit unter der nur 45^{0} hoch stehenden.
Die Dressurrichtung ist in den Kreisdiagrammen jeweils durch den gestrichelt eingezeichneten Radius gekennzeichnet. Bei diffusem Licht sowie unter der "künstlichen Äquatorsonne" ist sie auf die Raummarken bezogen.
(Arena I)

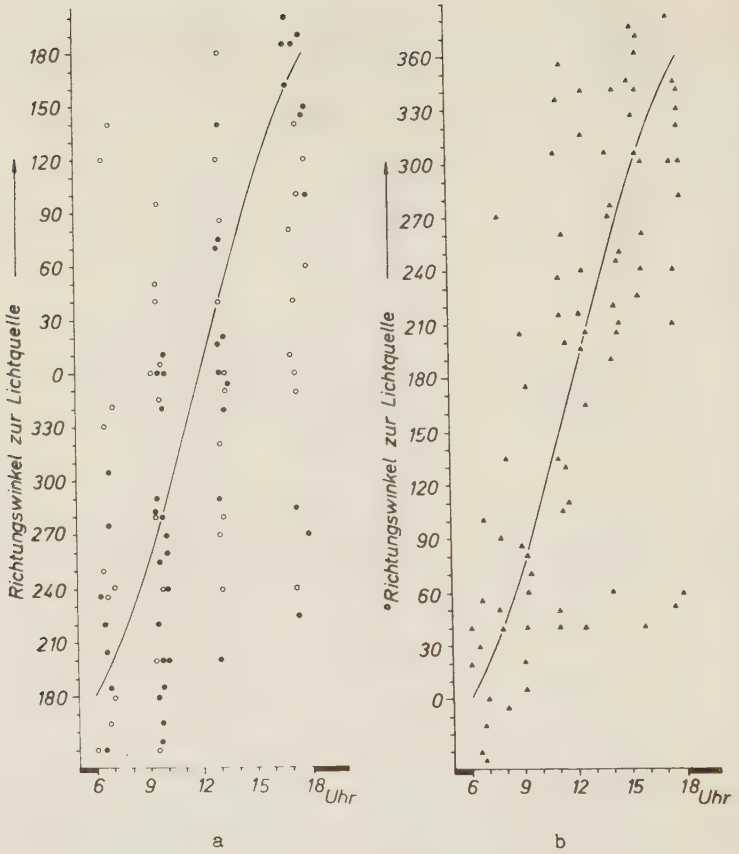


Abb. 11 a und b. Unbelohnte Richtungswahlen a) zweier Ruineneidechsen (● , ○) und b) einer Smaragdeidechse (▲), die bei einer Azimutwinkelgeschwindigkeit von 360 / 12 Std. richtungsdressiert worden waren. Ausgezogene Kurve: Erwartete Wahlrichtung.
(Arena I)

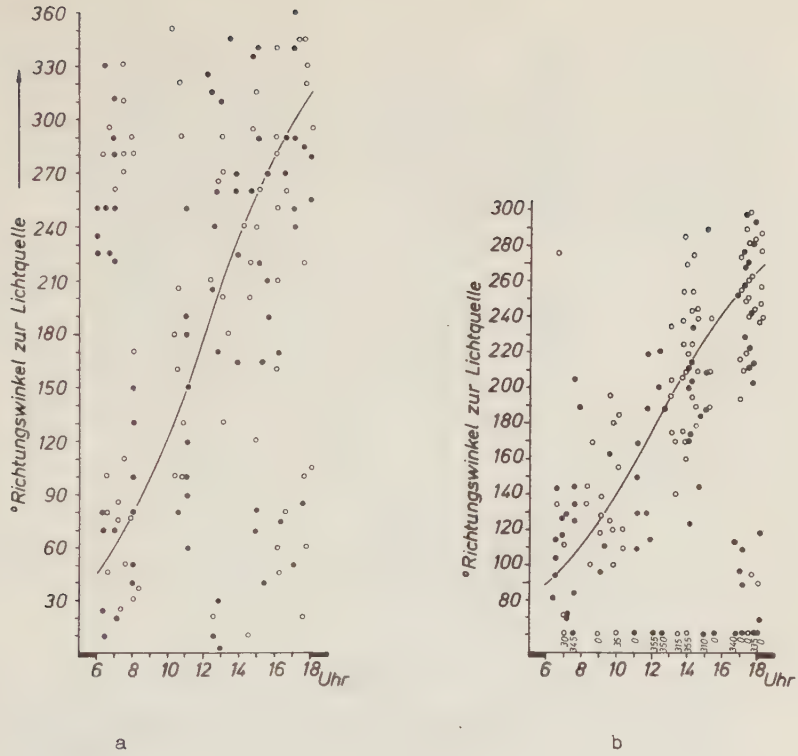


Abb. 12 a und b, a) Unbelohnte Richtungswahlen zweier Smaragdeidechsen, die bei einer Azimutwinkelgeschwindigkeit von 270° / 12 Std. richtungsdressiert worden waren. b) Unbelohnte Richtungswahlen derselben Eidechsen, die in späteren Dressurversuchen nach Norden bei normaler Azimutwinkelgeschwindigkeit dressiert wurden.
(a) Arena I, b) Arena II)

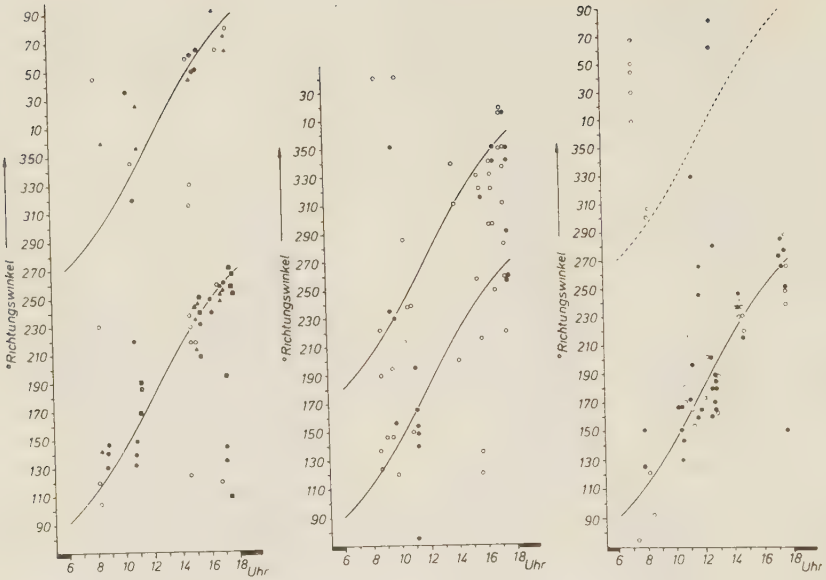


Abb. 13. Unbelohnte Richtungswahlen nach Norden dressierter Eidechsen (eine Ruineneidechse ○ und drei Smaragdeidechsen ●, ▲, ■) unter zwei gleich starken, simultan gebotenen Lichtquellen. Winkelabstand der Lampen bei a) und c) 180° bei b) 90°. Der Höhenwinkel beider Lampen betrug in a) und b) jeweils 45° in c) stand die eine Lichtquelle 45° (ausgezogene Azimutkurve)und die andere 74° hoch (gestrichelte Azimutkurve).

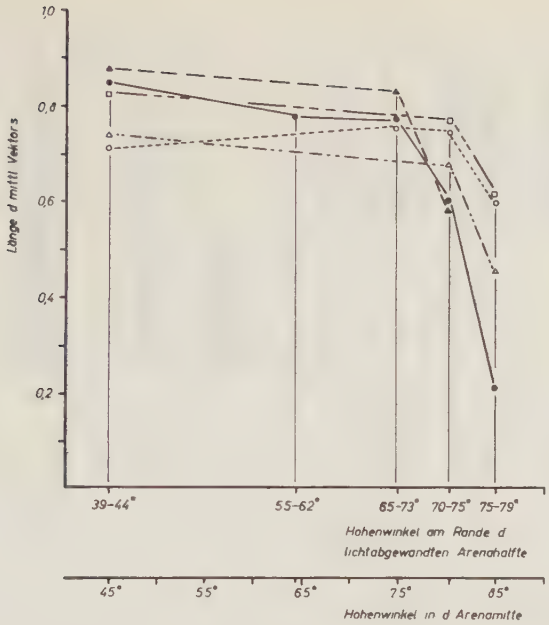


Abb. 14. Abhängigkeit der Orientierungsleistung vom Höhenwinkel der richtenden Lichtquelle bei einer Mauereidechse ▲ (n: 58), einer Ruineneidechse ● (n: 43) und drei Smaragdeidechsen ○ (n: 51); △ (n: 53); □ (n: 62) (Arena I)

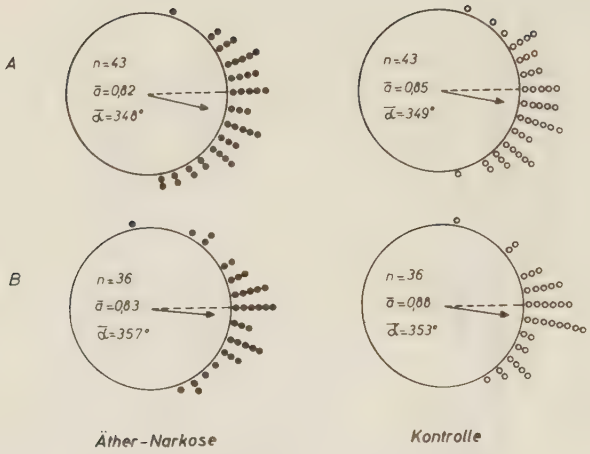


Abb. 15. Unbelohnte Richtungswahlen von zwei nach Norden dressierten Ruineneidechsen (A,B) nach einer drei- bis dreieinhalbstündigen Äthernarkose (●) sowie zur Kontrolle ohne vorherige Narkose (○). Die Dressurrichtung ist durch die gestrichelten Radien bezeichnet. (Arena I)

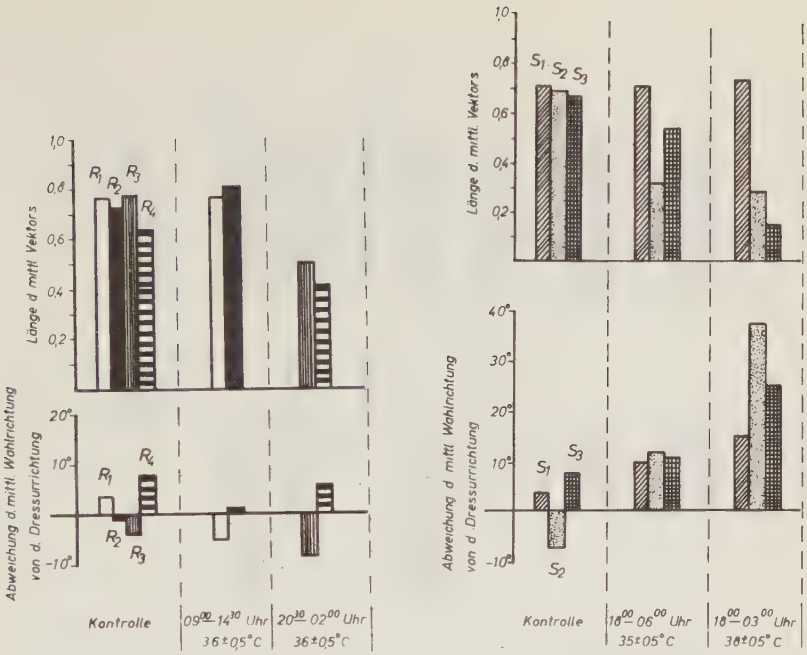


Abb. 16. Länge $\bar{a}$ und Richtung (bezogen auf die Dressurrichtung) der mittleren Vektoren aus den n zirkulär verteilten Wahlrichtungen

a) von vier Ruineneidechsen nach $5^1/2$ - stündiger Temperaturerhöhung am Tage (R_1, R_2) und während der Nacht (R_3,R_4) sowie ohne vorherige Erwärmung.

R_1; n = 52 R_2; n = 56
R_3; n = 30 R_4; n = 26

b) von drei Smaragdeidechsen (S_1; S_2; S_3) nach 12 - und 9 - stündiger Temperaturerhöhung nachts sowie zur Kontrolle ohne vorherige Erwärmung.

S_1; n = 33 S_2; n = 38
S_3; n = 70, bzw. nach 9 - stündiger Erwärmung n = 36

(a) Arena I, b) Arena II)

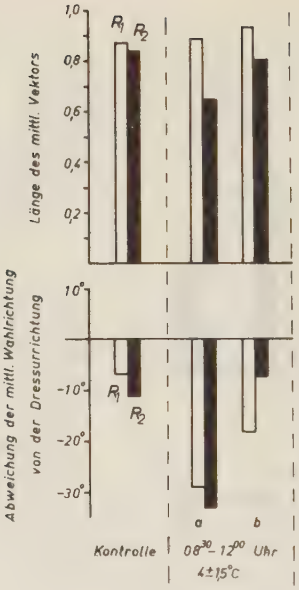


Abb. 17. Länge $\bar{a}$ und Richtung (bezogen auf die Dressurrichtung) der mittleren Vektoren aus den n Wahlrichtungen zweier Ruineneidechsen (R_1, R_2) nach $3^1/2$ - stündiger Kühlung sowie zur Kontrolle ohne vorausgegangene Temperaturerniedrigung.
a) Test am Tage der Kühlung, b) am Tage darauf.

R_1; n = 36 in Test b) n = 23
R_2; n = 43 in Test b) n = 16

(Arena I)

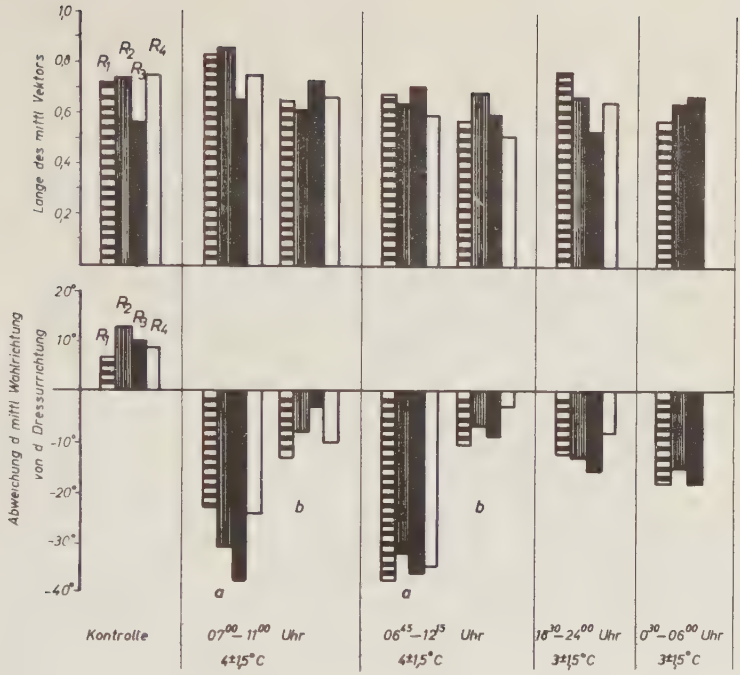


Abb. 18. Länge $\bar{a}$ und Richtung (bezogen auf die Dressurrichtung) der mittleren Vektoren aus den n zirkulär verteilten Wahlrichtungen von vier Ruinaneidechsen (R_1, R_2, R_3, R_4) nach 4 - und $5^1/2$ - stündiger Kühlung vormittags sowie nach $5^1/2$ - stündiger Temperaturerniedrigung während der ersten und zweiten Nachthälfte (Kontrolle ohne vorherige Temperaturerniedrigung),
a) Test am Tage der Kühlung, b) am Tage darauf.

R_1; n = 60 R_3; n = 50
R_2; n = 60 R_4; n = 50

Lebenslauf

Ich, Horst Heinrich Albert Böttcher, wurde am 1. 12. 1934 als Sohn des damaligen Mittelschullehrers August Böttcher und seiner Ehefrau Ilsa, geb. Blanke, in Sarstedt, Kreis Hildesheim - Marienburg, geboren. Ich bin ev.-luth. und habe die deutsche Staatsangehörigkeit.
Im Herbst 1942 wurde ich in Sarstedt in die Volksschule für Jungen eingeschult. Seit Ostern 1946 besuchte ich die gehobene Abteilung dieser Schule. Ostern 1948 trat ich in das Gymnasium Andreanum in Hildesheim ein. Da dieser Schule der math.-naturwissenschaftliche Zug fehlte, wechselte ich Ostern 1950 auf das Gymnasium Josephinum in Hildesheim über, wo ich im Jahre 1956 die Reifeprüfung bestand.
Im Sommersemester 1956 begann ich mein Studium an der Universität Marburg, um mich für das Lehramt an höheren Schulen in den Fächern Biologie, Chemie und Leibeserziehung vorzubereiten. Nach zwei Semestern in Marburg setzte ich mein Studium bis zum Wintersemester 1959/60 einschließlich in Tübingen fort. Seit dem Sommersemester 1960 studiere ich in Göttingen. In dieser Zeit absolvierte ich sowohl an der Universität Tübingen als auch an der Universität Göttingen in Zoologie, Botanik und Chemie je ein einsemestriges Großpraktikum.
Im Wintersemester 1961/62 legte ich beim Wissenschaftlichen Prüfungsamt für das Lehramt an höheren Schulen des Landes Niedersachsen in Göttingen die Prüfung in Philosophie und Erziehungswissenschaften ab.

Göttingen, den 13. 1. 1966

Horst Böttcher

BAMBERGER FOTODRUCK - Rudolf Rodenbusch